Monographie der Algenreihe der Prasiolales, insbesondere von Prasiola crispa

(mit 32 Figuren, 14 Tabellen und 3 Karten)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Gottfried Knebel

aus

Berlin-Niederschöneweide

Tag der Prüfung: 19. Juli 1934
Tag der Promotion: 10. Mai 1935

C. Heinrich, Dresden-N.
1935.

31

Monographie der Algenreihe der Prasiolales, insbesondere von Prasiola crispa

(mit 32 Figuren, 14 Tabellen und 3 Karten)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Gottfried Knebel

aus

Berlin-Niederschöneweide

Tag der Prüfung: 19. Juli 1934
Tag der Promotion: 10. Mai 1935

C. Heinrich, Dresden-N.
1935.

Referenten: Prof. Dr. R. Kolkwitz,
Prof. Dr. L. Diels.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Die Schrift erscheint gleichzeitig in „Hedwigia" Band 75, Heft 1/2. (1935.)

Vorwort.

Vorliegende Arbeit wurde in der Biologischen Abteilung der Preußischen Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene zu Berlin-Dahlem ausgeführt.

Für die Überlassung des Arbeitsplatzes danke ich dem Präsidenten, Herrn Prof. Dr. Beninde, und Herrn Prof. Lehmann ganz besonders.

Herrn Prof. Dr. R. Kolkwitz danke ich auch an dieser Stelle herzlichst für die unermüdliche Anregung und Förderung meiner Arbeit.

Herrn Prof. Dr. Diels danke ich ganz ergebenst für die Erlaubnis zur Benutzung der reichhaltigen Bibliothek und des Herbarmaterials des Botanischen Museums zu Berlin-Dahlem.

Ganz besonders spreche ich den Herren Dr. Beger und Dr. Bethge, ferner auch den Herren Dr. Kolbe, Dozent Dr. O. Schmidt (Botanisches Museum Berlin-Dahlem) und Prof. Dr. Tiegs für die wertvollen Ratschläge meinen wärmsten Dank aus.

Berlin-Niederschöneweide, im Mai 1934.

Gottfried Knebel.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550822_0139

Monographie der Algenreihe der Prasiolales, insbesondere von Prasiola crispa.

Von Gottfried Knebel, Berlin.

(Mit 32 Figuren, 14 Tabellen im Text und 3 Karten.)

Nach Dillenius ist die heutige *Prasiola crispa* unter den Namen *Lichen minimus terrestris crispus viridis* und *Lactucae marinae accedens* (Doody, Syn. St. Brit. II. Ed. App., p. 332) 1704 von J. Rajus (Historia plantarum III, p. 48) zum ersten Male beschrieben worden.

Im Jahre 1772 erwähnt Lightfoot in seiner Flora scotica eine terrestrische *Ulva crispa*, die Agardh 1823 in seinen Species algarum (p. 416) mit *U. furfuracea* unter dem Namen *Prasiola* als Gattung zusammenfaßt, aber noch bei den Ulvaceen beläßt. Auch bei Meneghini, der in seinen Cenni sulla organografia e fisiologia delle alghe (1838, p. 36) schon drei Arten anführt (*Ulva crispa* Lightf., *U. furfuracea* Fl. Dan., *U. aureola* Ag.), ändert sich in der systematischen Anordnung nichts. Kützing gibt in der Phycologia generalis (1843, p. 295) nur zwei Arten an: *Prasiola crispa*, *P. furfuracea*. In seiner Phycologia germanica (1845, p. 243) finden sich dagegen acht Arten: *P. calophylla*, *P. Sauteri*, *P. leprosa*, *P. furfuracea*, *P. Rothii*, *P. orbicularis*, *P. Flotowii* und *P. crispa*, und schließlich fügt er diesen noch einige außerdeutsche in seinen Species algarum (1849) hinzu: *P. pulveracea*, *P. mexicana*, *P. antarctica*, *P. tessellata* und *P. falklandica* als Varietät von *P. Rothii*.

In der Flora europaea algarum III (1868, p. 308—311) streicht Rabenhorst wieder *Prasiola Rothii* einschließlich *P. falklandica*, *P. orbicularis* und *P. Flotowii*, fügt aber noch fünf Arten hinzu und unterscheidet folgende 14 Arten: *P. crispa*, *P. suecica*, *P. Anziana*, *P. leprosa*, *P. furfuracea*, *P. stipitata*, *P. marina*, *P. Sauteri*, *P. calophylla*, *P. pulveracea*, *P. mexicana*, *P. antarctica*, *P. tessellata* und *P. pusilla*.

Auch Kützing und Rabenhorst rechnen *Prasiola* zu den Ulvaceen. Letzter teilt die Ulvaceen in zwei Unterfamilien und

rechnet zur ersten, die er Prasioleen benennt, die Gattungen *Protoderma, Prasiola* und *Schizomeris*. Jessen dagegen, der die erste zusammenfassende Monographie über die Gattung *Prasiola* gibt, trennt *Prasiola*[1]) von den Ulvaceen aus vier Gründen ab. Nur die beiden ersten, die ich hier anführe, sind heute noch wichtig:

1. „Ulvarum cellulae in parenchyma continuum arctissime conjunctae irregulares; Prasiolarum regulares vel in areas vel in lineas dispositae." — Es ist ein Merkmal, das trotz der *P. meridionalis* und *P. delicata* (siehe S. 44), die der regelmäßigen Zellgruppierung entbehren, immer noch zur schnellen Unterscheidung herangezogen werden kann.

2. „Ulvarum cellulae granulatae; Prasiolarum blastemate homogeneo repletae." — Jessen hat sicherlich hiermit den Zellinhalt, Chromatophor mit Pyrenoid und Stärkekörnern, gemeint, was m. E. der wichtigste Unterschied zwischen *Prasiola* und *Ulva* ist.

Jessen schuf eine eigene Familie, die *Blastosporeae*. Auch Imhäuser (1889) trennt die *Blastosporeae* von den Ulvaceen ab. Aber dieser Name ist, wie er schreibt (p. 286), „wenig bezeichnend, schwer deutbar und überflüssig". Imhäuser nannte die Familie verständlicherweise nach ihrer Gattung *Prasiolaceae* und stellte sie in die Nähe der Palmellaceen.

Wille (1890) griff auf die Bezeichnung von Jessen zurück, änderte sie allerdings den Forderungen der Nomenklaturregeln entsprechend in *Blastosporaceae* ab und stellte sie als Familie unter die *Ulotrichales*. Diese Einreihung ist seither im allgemeinen eingehalten worden, wie die Gliederungen bei Heering, Printz u. a. beweisen. Daneben macht sich in neuerer Zeit besonders bei den englischen und amerikanischen Algologen das Bestreben bemerkbar, diese Einreihung aufzulockern und gewissen Familien eine größere Selbständigkeit einzuräumen. Ohne auf die dabei von mancher Seite vorgeschlagene Eingliederung der *Oedogoniales, Cladophorales* usw. unter die *Ulotrichales* eingehen zu wollen, ergibt sich für unsere Familie, daß z. B. Fritsch (1927) in der von ihm etwas abweichend gefaßten Reihe der *Ulotrichales* die *Prasiolaceae* in einer eigenen Unterreihe (Serie) der *Prasiolales* unterbringt und den *Eu-Ulotrichales, Cladophorales* und *Sphaeropleales* als gleichberechtigtes Glied gegenübersetzt. Smith (1933) geht noch einen Schritt weiter und bildet mit der Familie eine eigene Ordnung, die den Ulotrichalen (mit den Unterordnungen *Ulotrichineae* und *Cladophorineae*) gleich-

[1]) Er führt folgende Arten an: *P. calophylla, P. Sauteri, P. stipitata, P. furfuracea, P. leprosa, P. crispa* und *P. mexicana*.

wertig ist und stellt sie in die Nähe seiner Ordnung *Ulvales*. Allerdings bezeichnet er sie, da er neben der Gattung *Prasiola* noch eine zweite, *Schizogonium*, führt, als *Schizogoniales*. Der höheren Bewertung der Ordnung möchte auch ich mich anschließen. Da ich aber durch Kulturen von *Prasiola crispa* zu dem Ergebnis gelangt bin, daß sich die Gattung *Schizogonium* nicht halten läßt, sondern, wie schon oft vermutet worden ist, nur ein Glied in der Entwicklung von *Prasiola* darstellt, so sei auch die Bezeichnung der Reihe in *Prasiolales* umbenannt.

Mit den *Ulvales* stimmen die *Prasiolales* insofern überein, als in beiden Ordnungen durch Teilung von einkernigen Zellen ein flächenförmiger oder zylindrischer Thallus entsteht. Ein grundlegender Unterschied findet sich aber in der Ausbildung der Chromatophoren, die bei den *Ulvales* wie auch bei allen sonst zu den Ulotrichalen im engeren oder weiteren Sinne gestellten Familien wandständig, bei den *Prasiolales* zentralständig sind. Auch hinsichtlich ihrer Vermehrungsweise weichen die *Prasiolales* von den *Ulvales* in nicht unerheblichem Umfange ab. Während bei den letzten neben Gameten auch Zoosporen auftreten, sind ungeschlechtliche Schwärmer bei den *Prasiolales* zur Zeit unbekannt. Dafür findet bei ihnen eine ausgesprochene Entwicklung von Akineten und Aplanosporen statt. Charakteristisch für die *Prasiolales* scheint die bisher allerdings nur bei *Prasiola mexicana* nachgewiesene tetrasporenartige Aplanosporenbildung zu sein. Auch die bisher nur bei *P. japonica* beobachtete Gametenbildung weicht vom normalen Ulotrichalen-Modus ab, und zwar insofern, als die in den Gametangien zur Entwicklung gelangenden Makro- und Mikrogameten eine auffällig regelmäßige, felderartige Anordnung aufweisen (Fig. 21).

Über die genetische Herkunft der *Prasiolales* gehen die Meinungen weit auseinander. Während z. B. die Eingliederung in die *Ulotrichales* gewisse verwandtschaftliche Beziehungen zu den dahin gehörigen Familien voraussetzt, deutet aber bereits Printz die Möglichkeit an, daß die Prasiolaceen von den Protococcoideen direkt abstammen und ihre Phylogenie überhaupt nichts mit den Ulotrichaceen zu tun hat. Weiter ist in jüngerer Zeit von Ishikawa (1924) die Ansicht vertreten worden, daß die Prasiolaceen in engerer Beziehung zu den *Bangiales* stehen und somit durch diese genetische Verbindungen zu den Rhodophyceen und endlich zu den Cyanophyceen aufweisen. Diese Auffassung ist darin begründet, daß bei beiden Gruppen zentralständige Chromatophoren auftreten, daß der vegetative Aufbau des Thallus von *Bangia* bei gewissen Formen von *Prasiola* wiederkehrt, und daß schließlich auch in der Akinetenanordnung mit

einigen *Porphyra*-Arten gewisse Übereinstimmung herrscht. Andererseits bestehen aber zwischen den *Bangiales* und den Prasiolaceen tiefgreifende Unterschiede, so daß man wohl nur von einer Analogie sprechen kann. Zudem hat Kylin (1930) auf chemischer Grundlage nachgewiesen, daß die in den Chromatophoren von *Prasiola* vorkommenden Farbkomponenten vollkommen mit denen übereinstimmen, die in den übrigen Chlorophyceen auftreten[1]), daß den Prasiolaceen hingegen die Farbstoffe fehlen, die für die Florideen, Bangiales und Cyanophyceen charakteristisch sind.

Über die weitere Gliederung der Prasiolaceen gehen die Auffassungen der verschiedenen Autoren etwas auseinander. Ursprünglich glaubte man drei Gattungen unterscheiden zu können[2]): die einzellreihigen, sogenannten falschen *Hormidium*-Arten, das mehrzellreihige *Schizogonium* und die flächenbildende *Prasiola*. Später sind diese drei Gattungen mehr oder weniger zusammengezogen worden. Nach Wille und Printz z. B. umfaßt die Familie einzig die Gattung *Prasiola*, nach Smith die beiden Gattungen *Schizogonium* und *Prasiola*. Rosenvinge, Setchell und Gardener u. a. hingegen schließen solche Arten aus der Gattung *Prasiola* aus, die im ausgewachsenen Thallus nicht flächenförmig sind, sondern einen körperlich-zylindrischen Thallus besitzen. Diese Arten bilden die Gattung *Gayella*. Aus Gründen, die später eingehender gebracht werden, schließen wir uns der letzten Auffassung an.

Überblickt man die nunmehr in der Gattung *Prasiola* verbleibenden Formen, so ergibt sich, daß sie sich in zwei Entwicklungsreihen eingliedern lassen. In der ersten Reihe, die als Sectio *Completae* eingeführt sei, finden wir eine stufenweise Entwicklung von der Einzelzelle zum Zellfaden (Status *Hormidii*), dann zum Zellband (Status *Schizogonii*) und abschließend zur Zellfläche (Status *Prasiolae*). Dieser gesamte Entwicklungszyklus liegt für die atmophytische *Prasiola crispa* und die kaltstenotherme Süßwasserart *P. velutina* vor. Eine vegetative Vermehrung ist in allen drei Stadien möglich.

In der Sectio *Abbreviatae* vereinigen wir die übrigen Arten, bei denen die Entwicklung verkürzt ist, und zwar dergestalt, daß das *Schizogonium*-Stadium praktisch nicht zur Ausbildung gelangt, und das bei der Sektion *Completae* voll zur Entwicklung gelangende *Hormidium*-Stadium nur bei einer Teilreihe noch auf die Bildung von wenigen Zellen beschränkt ist, während es bei der anderen Teilreihe völlig unterdrückt ist. Das im ersten Falle an-

[1]) Es sind Chlorophyll, Carotin, Phyllorhodin, Xanthophyll und Phylloxanthin.
[2]) Meyen (1827), Unger (1832), Kützing (1843).

deutungsweise entstehende *Hormidium*-Stadium bildet später im fertigen *Prasiola*-Stadium das Fußstück und kann im Laufe der Entwicklung bei einer Anzahl von Arten Rhizoiden (*P. nevadensis, P. fluviatilis, P. mexicana*), bei einer Art sogar Rhizinen (*P. japonica*) entwickeln. Eine vegetative Vermehrung ist dementsprechend einzig im *Prasiola*-Stadium möglich.

Den Anfang der ersten Teilreihe der *Abbreviatae* bildet die atmophytische *P. calophylla*. Bei ihr entwickelt sich eine kurze Zellreihe (Status *Hormidii*), die in der Hauptsache zum Haftorgan wird, und darauf erfolgt ein schnelles Breitenwachstum, das das *Schizogonium*-Stadium gänzlich verwischt und so unmittelbar den schmalen bandförmigen *Prasiola*-Thallus entstehen läßt; Rhizoidbildung fehlt. Bei der marinen *P. stipitata* wird das fadenförmige Stadium durch die Ausbildung eines Haftorganes unterdrückt, und es entsteht der typische *Prasiola*-Thallus. Rhizoiden können, müssen aber nicht entstehen. Bei der vielgestaltigen atmophytischen *P. furfuracea* ist die Rhizoidentwicklung dagegen wieder unterdrückt.

Die für die zweite Teilreihe bezeichnende weitestgehende Reduktion äußert sich darin, daß in den Vermehrungszellen sofort kreuzweise Teilungen auftreten, so daß schon die jüngsten Keimstadien auf den *Prasiola*-Thallus hinweisen. Die zugehörigen Arten scheinen sich auch dadurch auszuzeichnen, daß die Anordnung ihrer Zellen im Thallus eine Auflockerung aufweist, wie sie uns bei *P. meridionalis* und *P. delicata* entgegentritt. Auch bei den übrigen beiden Arten, *P. tessellata* und *P. borealis*, finden sich die gleichen Verhältnisse. Doch muß hier hervorgehoben werden, daß diese Arten bisher stets in Verbindung mit Pilzen angetroffen worden sind. Ob daher die weitläufige Zellanordnung für sie spezifisch ist oder erst durch die Symbiose bedingt wird, muß späterer Untersuchung der mir lebend nicht zugänglich gewesenen Arten überlassen bleiben.

Bei den anscheinend engverwandten vier Süßwasserarten, *P. nevadensis, P. fluviatilis, P. mexicana* und *P. japonica*, läßt sich, abgesehen von der nur wenig und unvollkommen bekannten *P. nevadensis*, folgende Reihe nach der Art der Entwicklung der Anheftungsorgane feststellen. Bei *P. fluviatilis* finden sich nur Rhizoiden. Sie kehren auch bei der folgenden *P. mexicana* wieder, die anscheinend noch Rhizinen ausbildet. Eine ausgesprochen starke Ausbildung der Rhizinen sehen wir bei *P. japonica*, bei der der gesamte Fußteil zu Rhizinen umgebildet wird. Diese Art ist außerdem dadurch sehr bemerkenswert, daß bei ihr als einziger unter den Prasiolaceen geschlechtliche Fortpflanzung durch Makro- und Mikrogameten festgestellt worden ist.

Zusammenfassend ergibt sich folgendes System:

Chlorophyceae.

Ordnung: *Prasiolales.*
Familie: *Prasiolaceae* (*Blastosporaceae*).
Gattung 1: *Prasiola.*
1. Sectio *Completae.*
Arten: *P. crispa, P. velutina.*
2. Sectio *Abbreviatae.*
a) *P. calophylla, P. stipitata, P. furfuracea, P. nevadensis, P. fluviatilis, P. mexicana, P. japonica;*
b) *P. meridionalis, P. delicata, P. tessellata, P. borealis.*
Gattung 2: *Gayella.* Einzige Art: *Gayella polyrhiza.*

Hinsichtlich ihrer allgemeinen Ökologie lassen sich die Arten, wie die obigen Ausführungen bereits andeutungsweise erkennen lassen, in drei Biotop-Gruppen gliedern:

I. Marine Gruppe, 6 Arten:
P. stipitata, P. meridionalis, P. delicata, P. tessellata, P. borealis und *Gayella polyrhiza.*
II. Süßwassergruppe, 5 Arten:
P. velutina, P. nevadensis, P. fluviatilis, P. mexicana und *P. japonica.*
III. Atmophytische Gruppe, 3 Arten:
P. crispa, P. calophylla, P. furfuracea.

Die marinen Arten treten durchweg nur im oberen Litoral und der anschließenden Brandungszone an felsigen Meeresküsten auf. Physiognomisch auffällig scheint von ihnen nur *P. stipitata* hervorzutreten, die z. B. nach den Angaben von Jónsson durch ihre Rasenbildung an Steinen und Felsblöcken eine selbständige Genossenschaft bildet und oft mehrere Meter über die Hochwassermarke hinaufreicht, zeitweilig also einer gewissen Austrocknungsgefahr ausgesetzt ist.

Die Süßwasserarten sind sämtlich Bewohner kalter Gewässer. Sie treten in den Nordpolargebieten auf und kehren zum Teil in den kalten Bächen und Quellen der Hochgebirge wieder. So liegt das mitteleuropäische Teilverbreitungsgebiet von *P. fluviatilis* in Höhen von 1371—2917 m, einer der Fundorte von *P. mexicana* bei 2740 m und von *P. nevadensis* zwischen 1000—1200 m. Dabei handelt es sich um Temperaturen, die nahe dem Nullpunkt liegen. In der Quelle zwischen Lisens und Alpein in Tirol wurde *P. fluviatilis* bei einer Wassertemperatur von 0,8° R festgestellt.

Von den genannten Süßwasserarten ist keine irgendwie häufig und tonangebend. Eine Ausnahme scheint *P. japonica* zu machen, die in Japan als Gemüse gegessen wird, so daß daraus auf eine Massenentwicklung zu schließen ist, die physiognomisch in Erscheinung treten muß.

Die drei atmophytischen Arten schließen sich ökologisch an die Meeresformen an. Zwei davon, *P. calophylla* und *P. furfuracea*, halten sich streng an die Nähe der Meeresküsten, ohne jedoch an das Salzwasser selbst gebunden zu sein. Die Arten sind atmophytisch, aber nicht aquatisch. Über ihr Verhalten gegenüber den Meeressalzen ist zwar nichts Genaueres bekannt, doch darf wohl angenommen werden, daß sie Salz gut vertragen. Daneben sind beide Arten auch nitratliebend. Dies gilt besonders für *P. furfuracea*, die nach Borge im Åsnensee (Prov. Småland, Schweden) auf kotbedeckten erratischen Blöcken auftritt, die als Aussichtsplätze für Möven und Seeschwalben dienen. Die dritte atmophytische Art, *P. crispa*, verträgt wie die beiden vorgenannten Chloride und Nitrate gut, ist aber weit anspruchsloser, weist auch ein viel größeres Verbreitungsgebiet auf; sie meidet allerdings die Bereiche streng kontinentalen Klimas. In den mitteleuropäischen Gebirgen steigt sie bis 3000 m hoch. Physiognomisch tritt sie bei uns in der Regel kaum hervor, doch vermag sie z. B. im feuchtigkeitsreichen Schleswig-Holstein auf Strohdächern große, bis $^1/_2$ m lange Decken zu bilden. Ihre Unterart *antarctica* (S. 21) bildet nach Skottsberg (1912) „ausgedehnte, krause, smaragdgrüne Matten, welche aus einiger Entfernung wie die schönsten Rasen aussehen".

Erwähnt sei, daß Ochsner (1928) die epiphytischen aerophilen Algen, die gesellschaftbildend auf Bäumen vorkommen, in einem Assoziationsverbande *Schizogonion cruenti* zusammengefaßt hat. Neben dem *Pleurococcetum vulgaris* und *Trentepohlietum abietinae* umfaßt es das *Schizogonietum cruenti*, eine Gesellschaft, in der fädige Formen vorherrschen und als namengebend *Schizogonium cruentum* hervorgehoben wird. Ohne auf soziologische Fragen näher eingehen zu wollen, sei bemerkt, daß die mit dem Namen *Schizogonium* gebildeten Begriffe nach den herrschenden Nomenklaturregeln nicht haltbar sind und einer Umbenennung in die Namen *Prasiolion crispae* und *Prasioletum crispae* bedürfen.

Gams (1924) führt bei der Besprechung von Raubvogelsitzplätzen aus den mittelskandinavischen Hochgebirgen ein *Prasioletum stipitatae* (Fig. 1) an, das die Zenitflächen jener überdüngten Blöcke besiedelt. Da ihm dabei zweifellos das Mißgeschick unterlaufen ist, die marine *P. stipitata* mit der vom Meere völlig un-

abhängigen *P. calophylla* verwechselt zu haben, so muß seine „Binnennitrophyten"-Gesellschaft den Namen *Prasioletum calophyllae* tragen.

In geographischer Hinsicht werden die Prasiolaceen meist als kosmopolitisch bezeichnet. Verfolgt man aber die Angaben über das Vorkommen von *Prasiola* und *Gayella* näher, so ergibt sich, daß die Familie nach unserer gegenwärtigen Kenntnis ihr Hauptverbreitungsgebiet und Schwergewicht in der kalten und gemäßigten Zone der Nordhemisphäre besitzt, hingegen die Subtropen und Tropen nur in Amerika mit der auf höhere Gebirgslagen beschränkten, kaltstenothermen *P. mexicana* berührt und auch in der Antarktis nur spärlich vertreten ist. Den 13 Arten der nördlichen Hemisphäre stehen nur vier Arten der südlichen gegenüber. Die Südgrenze des nördlichen Verbreitungsgebietes zieht sich von Südkalifornien (*P. calophylla*) nach Nordmexiko (*P. mexicana*), Südspanien (*P. stipitata* und *P. calophylla*) und Rumänien (*P. crispa*) und endet in Japan (*P. japonica* und *P. crispa*) (Karte 2).

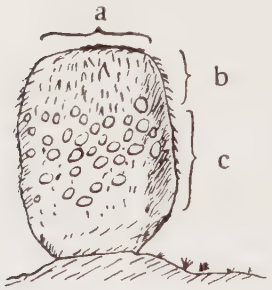


Fig. 1.
Raubvogelsitzplatz im mittelskandinavischen Hochgebirge.
a = *Prasioletum calophyllae*;
b = *Ramalinetum polymorphae*;
c = *Gyrophoretum arcticae* mit *Alectoria*-Arten (nach Gams 1924).

Eine offensichtliche Anhäufung von Arten treffen wir im ozeanischen und subozeanischen Europa, insbesondere im atlantischen Westeuropa an, wo die Familie mit sieben Arten, *P. crispa*, *P. calophylla*, *P. furfuracea*, *P. velutina*, *P. fluviatilis*, *P. stipitata* und *Gayella polyrhiza*, vertreten ist. Von diesen sind zwei, *P. stipitata* und *P. furfuracea*, auf Europa beschränkt. In Nordamerika finden sich neun Arten, *P. crispa*, *P. calophylla*, *P. nevadensis*, *P. fluviatilis*, *P. mexicana*, *P. borealis*, *P. meridionalis*, *P. delicata* und *Gayella polyrhiza*, von denen vier (*P. borealis*, *P. meridionalis*, *P. delicata* und *P. nevadensis*) endemisch sind.

Im antarktischen Verbreitungsgebiet treten nur drei Arten, *P. crispa* ssp. *antarctica*, *P. velutina* und *P. tessellata*, auf, von denen zwei mit Sicherheit nur auf dieses Gebiet beschränkt sind, und zwar die marine *P. tessellata* sowie die atmophytische *P. crispa* in der ssp. *antarctica*. Ob die dritte dort aufgefundene und als *P. velutina* bezeichnete Art völlig mit der nördlichen *P. velutina* übereinstimmt, erscheint fraglich[1]).

[1]) Da das mir zur Verfügung stehende Material des Botanischen Museums Berlin-Dahlem *P. velutina* aus der Antarktis nicht enthielt, machte ich durch Vermittlung von Herrn Dr. Schmidt den Versuch, solches Material aus dem Herbar Kew zur Einsicht zu erhalten, doch konnte mir nur *P. crispa* übersandt werden.

Aus Afrika, Madagaskar, Polynesien und Australien liegen bis jetzt keine Standortsangaben vor.

Ähnlich verhält es sich mit dem asiatischen Kontinent, aus dem *Prasiola* bisher nur aus Japan und Kamtschatka bekannt geworden ist, und zwar *P. japonica*, *P. crispa* und eine weitere marine Art, die von Sinova (1928) zu Unrecht als *P. fluviatilis* bezeichnet worden ist.

Äußerst auffällig ist die Verbreitung der marinen Arten an den Küsten des nördlichen Atlantik. Es ergibt sich, daß die europäischen Küsten von Gibraltar nordwärts bis nach Spitzbergen, die englischen Inseln und Island Prasiolaceen aufweisen, daß aber der eigentliche nordamerikanische Kontinent keine besitzt. Einzig in Grönland tritt *Gayella polyrhiza* auf, dort aber ebenfalls nur an der Westküste.

Im nördlichen Pazifischen Ozean liegen die Verhältnisse zwar ähnlich, aber doch nicht völlig gleich. Dort treten an der Küste von Kalifornien nordwärts bis nach Unalaska (Alëuten) drei marine Vertreter auf, *P. borealis*, *P. meridionalis*, *P. delicata*, während die asiatische Küste bisher nur die „*P. fluviatilis*" Sinovas aufweist.

Wenn eingeräumt werden muß, daß die asiatischen Verhältnisse vielleicht auf unseren unzureichenden gegenwärtigen Kenntnissen beruhen, so dürfte dies für die floristisch gut durchforschte nordamerikanische Atlantikküste, insbesondere die der Vereinigten Staaten, nicht zutreffen. Eine Erklärung dieser merkwürdigen Verbreitungsverhältnisse zu geben, sind wir allerdings nicht in der Lage, da weder die Besiedlungsmöglichkeiten noch die allgemeine Beschaffenheit des Meerwassers an der nordamerikanisch-atlantischen Küste so grundlegend von den entsprechenden Verhältnissen der europäischen Küsten abweichen, daß sie ein Auftreten von *Prasiola* ausschließen könnten. Auch paläogeographische Ursachen vermögen keine Handhabe zu einer Erklärung zu liefern.

Systematik.

Prasiolaceae.

Thallus vielgestaltig, in der Jugend einzelreihig-fädig (Status *Hormidii*), dann bandförmig (Status *Schizogonii*), endlich flächenförmig (Status *Prasiolae*), nur bei einer Gattung körperlich durch Zellteilung auch in der dritten Richtung des Raumes (Status *Gayellae*). Zellen quadratisch, rechteckig oder elliptisch (einige Zellen entsenden Rhizoiden); mit einem charakteristischen, zentralständigen Chromatophor mit allseitig vorgestreckten, abgerundeten pseudopodienartigen Lappen und einem Pyrenoid in der Mitte. Zellkern seitlich in einer Lücke zwischen den Lappen des Chromatophors liegend. Zellen in der Regel in Quer- und Längsreihen, meist

zu Feldern von vier oder einem Vielfachen von vier Zellen angeordnet. Zellanordnung bisweilen auch unregelmäßig. Vermehrung ungeschlechtlich durch losgelöste Thallusteile (Vermehrungsakineten mit dünner Membran) und durch Vermehrungszellen (Akineten und Aplanosporen). Loslösung der Einzelzellen oder Zellkomplexe vom Rande des Thallus her, durch Bildung von Interzellularräumen gefördert. Echte Akineten von einzelnen vegetativen Zellen gebildet, die sich vergrößern, abrunden und mit einer dicken Hülle umgeben, deren äußerer Teil von der Innenmembran der Mutterzelle stammt; Akineten durch Aufsprengung der äußeren Membranschicht oder durch deren Verschleimung freiwerdend. Akineten bei den flächigen Thalli entweder am Rande oder im ganzen Thallus zerstreut; Ruhezeit nicht unbedingt notwendig (fakultative Dauersporen). Immer dünnwandige Aplanosporen entstehend: Aus Akineten durch wandfreie Teilungen entweder im Thallus in einem Aplanosporangium (d. h. die Akinete ist im Thallus steckengeblieben) oder in gleicher Weise bei der Keimung in den Akineten (d. h. die Akinete ist freigeworden[1])), oder aus vegetativen Zellen im Thallusverbande durch kreuzweise Teilungen, denen eventuell noch eine vegetative Teilung in der Dickenrichtung des Thallus vorausgeht. Aplanosporen in tetradenartige Felder angeordnet, Thallus dann mehrschichtig. Echte Akineten und Aplanosporen meist zu Zellfäden auswachsend, die zu Zellbändern oder Zellflächen werden. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Makro- und Mikrogameten nur bei einer Art bekannt. Gameten nur im Status *Prasiolae* durch kreuzweise Teilungen von vegetativen Zellen im Thallus entstehend, der dabei mehrschichtig wird, eine charakteristische, tetradenartige Anordnung in Feldern zeigend.

Zwei Gattungen:

Thallus fädig, band- oder flächenförmig, auch erwachsen nie körperlich . . . . . 1. *Prasiola*

Thallus erwachsen körperlich . . . . . 2. *Gayella*

Bestimmungsschlüssel der Arten.

1. Im Status *Hormidii*[2]).

A. Atmophytische Arten:

[1]) Die Akineten stellen in diesem Falle Aplanosporangien vor, die dabei gebildeten Aplanosporen in gewissem Sinne Autosporen dar.

[2]) Kann verwechselt werden mit: 1. *Hormidium*, das langgestreckte und schmälere Zellen und einen wandständigen Chromatophor von elliptischem oder kreisförmigem Umriß hat. 2. *Ulothrix*, das einen wandständigen, plattenförmigen Chromatophor hat.

I. Ohne besondere Thallusauswüchse am Substrat befestigt: *Prasiola crispa* 1
II. Durch rhizoidartige Thallusauswüchse am Substrat befestigt: *P. crispa* f. *radicans* 1

B. Süßwasserart (stenotherme Kaltwasserart): *P. velutina* 2

C. Marine Art: *Gayella polyrhiza* 3

2. Im Status *Schizogonii*.

A. Atmophytische Arten:
I. Ohne besondere Thallusauswüchse am Substrat befestigt: *P. crispa* 1

B. Süßwasserart (stenotherme Kaltwasserart): *P. velutina* 2

C. Marine Art: *Gayella polyrhiza* 3

3. Im Status *Prasiolae*[1]).

A. Atmophytische Arten:
I. Ohne besondere Thallusauswüchse am Substrat befestigt:
a) Areolen bis 1,6 μ breit: *P. crispa* 1
b) Areolen 2—3,5 μ breit: *P. crispa* ssp. *antarctica* . . 1
II. Durch Thallusauswüchse auf dem Substrat befestigt:
Mit einem Stiel befestigt:
a) Stiel nicht abgesetzt, nur eine Zellreihe am Grunde: *P. calophylla* 4
b) Stiel abgesetzt kurz (wenn dieser später fehlt, mit den verlängerten Basalzellen angeheftet): *P. furfuracea* 5

B. Süßwasserarten:
I. Ohne besonderes Haftorgan: *P. velutina* 2
II. Mit besonderem Haftorgan:
1. Basis nicht stielartig ausgezogen:
a) Im jungen Zustande mit kleiner Scheibe, später durch Haftzellen (Rhizoiden) angeheftet, die am Ende nicht verschleimen: *P. nevadensis* 6
b) Mit zahlreichen am Ende verschleimenden Haftzellen (Rhizinen): *P. japonica* 7

---

[1]) Kann verwechselt werden mit: 1. *Ulva*, die einen wandständigen, am Rande zerschlitzten Chromatophor besitzt; Zellen sind nicht in deutliche Felder geordnet. 2. *Enteromorpha*, die einen großen plattenförmigen Chromatophor besitzt und zwischen den Zellen derbwandig ist.

2. Basis stielartig ausgezogen:
   a) Zellen auch an der Basis des Thallus dicht gelagert, mit Rhizoiden: *P. fluviatilis* 8
   b) Zellen an der Basis des Thallus durch reichliche Interzellularsubstanz in lockeren Reihen, nach oben hin dichter gelagert: *P. mexicana* 9

C. Marine Arten:

I. Zellen in regelmäßigen Längs- und Querreihen angeordnet:
1. Ohne Pilzbefall:
   a) Thallus einschichtig: *P. stipitata* 10
   b) Thallus mehrschichtig, körperlich: *Gayella polyrhiza* 3
2. Mit Pilzbefall:
   a) Zellen abgerundet, mosaikartig, scharfe Felderung, breite Areolen (von *Laestadia tessellata* Winter befallen): *P. tessellata* 11
   b) Zellen auffallend scharfeckig, in deutlichen quadratischen oder polygonalen Tetraden angeordnet (von *Guignardia Alaskana* Reed befallen): *P. borealis* . .12

II. Zellen nicht in regelmäßigen Längs- und Querreihen angeordnet:
   a) Membran 40—45 μ dick (stärkste Membran!): *P. meridionalis* 13
   b) Membran 17—20 μ dick: *P. delicata* 14

I. Prasiola Ag.,

Ag., Spec. Alg. (1821), 416.

Thallus hell- bis dunkelgrün, fädig (Status *Hormidii*), bandartig (Status *Schizogonii*) oder flächenförmig (Status *Prasiolae*), nie körperlich; vielgestaltig: von schmaler, langer, lanzettlicher, keil-, fächer-, herz- oder gar blasenförmiger Gestalt, bis 20 cm lang und bis 4 cm breit. Ränder meist umgebogen und gekräuselt, selten glatt, bisweilen in Zipfel und Fetzen zerspalten. Thalli durch Rhizoiden, Rhizinen (ausgezogene Basalzellen) oder Stiele am Substrat angeheftet oder ohne besondere Thallusauswüchse dem Substrat frei aufliegend.

Zellen quadratisch oder rechteckig, mit abgerundeten Ecken, in Längs- und Querreihen oder in Tetraden angeordnet, bisweilen auch ohne regelmäßige Anordnung.

Vermehrung durch losgelöste Thallusteile (Vermehrungsakineten mit dünner Membran, auch im Status *Hormidii*) oder echte Akineten mit stets dicker Hülle (in allen drei Stadien) oder Aplanosporen, immer dünnwandig, zu wenigen (4—12) oder vielen (128—512) durch wandfreie Teilungen aus freigewordenen oder im Thallus verbliebenen Akineten entstehend oder aus vegetativen Zellen durch kreuzweise Teilung hervorgehend (eventuell nach vorangegangener vegetativer Teilung in der Dickenrichtung des Thallus), Thallus dann mehrschichtig, Aplanosporen tetradenartig angeordnet. Echte Akineten und Aplanosporen direkt zu neuen Thalli heranwachsend. Geschlechtliche Fortpflanzung durch zweigeißelige Makro- und Mikrogameten, durch kreuzweise Teilungen nur im Status *Prasiolae* gebildet, Gameten tetradenartig angeordnet.

1. **Prasiola crispa** (Lightf.) Menegh.,

Cenni sulla Organ. e fisiol. Alg. (1838) 36. — Jessen, Monogr. (1848) 18, t. 1, fig. 10—16.

Lichen minimus terrestris crispus viridis, Doody, Syn. (1716). — *Lactucae marinae accedens* in: J. Rajus. Hist. pl. III (1704), 48. — *Ulva crispa* Lightf., Flor. Scot. (1777), 972. — *U. terrestris* Roth, Catalecta I (1797), 211; II, 247; III, 330. — *Oscillatoria parietina* Vauch., Hist. d. Conf. (1803), 196. — *O. muralis* Lyngb., Hydrophyt. Dan. (1819), 32. — *Lyngbia muralis* Ag., System. (1824), 74. — *Tremella terrestris tenera, crispa* Dill., Hist. Musc. (1741), t. 10, f. 12. — *T. crispa* Schreb., Lips. (1741), 140. — *Tetraspora terrestris* Desc., Syn. (1741), 2; Angers (1741), 18. — *Priestleya botryoides* Meyen, Linnaea 2 (1827), 388. — *Prasiola orbicularis* Kütz., Phyc. germ. (1845), 243. — *P. Flotowii* Kütz., Phyc. germ. (1845), 243. — *P. Anziana* Rabenh., Flor. eur. alg. (1868), 308.

Thallus im trockenen Zustand hell- bis dunkelgrün, im feuchten fast schwarzgrün, in Scheiden eingeschlossen; im Status *Hormidii* ein einfacher Faden, aus einer einzigen Reihe von kurzen, zylindrischen Zellen bestehend; Zellen 1,4—7,5 μ lang und 5,5—13,5 μ breit, steif, starr, gerade, nicht mit Gallerte angeheftet, eng an das Substrat gepreßt. Zuweilen mit Rhizoiden oder rhizoidartigen Ausstülpungen (1—2 aus je einer Zelle[1]). Durch Längsteilungen der Einzelfäden später 20—65 μ breite und 2—5 zell-

[1]) Selten auch Verzweigungen auftretend, die aber als Anomalien gedeutet werden müssen (Hodgets, W. J., On the occurrence of "false branching" in the Hormidiumstage of *Prasiola crispa*. New Phytologist 19 [1920], 260—262. Vgl. auch meine Fig. 3!)

reihige Bänder entstehend (Status *Schizogonii*). Bänder häutige, oft weit ausgedehnte, nicht angeheftete, nur lose dem Substrat aufgelagerte Lager bildend. Zellen nur $^1/_4$—$^1/_2$mal so lang wie breit, in deutlichen Reihen angeordnet, an den Scheidewänden leicht wellig eingeschnürt. Zellmembran ziemlich dick und farblos. Durch weitere lebhafte Längs- und Querteilungen (bei günstigen Lebensbedingungen: organischer Nahrung) flächige, blattartige, gekräuselte oder blasenförmige typische *Prasiola*-Thallis sich ausbildend (Status *Prasiolae*). Thalli 0,1—6 cm lang und ebenso breit, nicht angeheftet, nur lose dem Substrat aufliegend. Zellen fast viereckig oder etwas länger (vor der Teilung fast zweimal so lang) als breit, zu Vierergruppen vereinigt, in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen angeordnet, mit mehr oder weniger breiten Areolen dazwischen; Zelldurchmesser 1—6 μ (7 μ). Keine Zellteilungen in der dritten Dimension. Vermehrung durch Thallusbruchstücke, Akineten und Aplanosporen. — Fig. 2—10. Karte 2.

Atmophytisch auf feuchten Felsen, Steinen, Mauern, Erde, am unteren Teil von Bäumen, an verschmutzten Orten. — Von der Ebene bis in das Hochgebirge (3000 m).[1])

Europa: Grönland: Wormskjold (Agardh, Lowe). — Spitzbergen [Arkt.]: (Vahl)!!. — Island: Nord-Island: Akureyri, Ulfsbaer, Skutustadir [Vulkan], Stora, Gja, Husavik, Beams, Isafjördur, Flateyri; Süd-Island: Reykjavik, Mödruvellir [Kjos], Mosfellsheidi, Krastadir, Laugarvatn, Nedri-Apavatn; West-Island: Geitaberg, Geitabergsvatn, Skorradal, Reykholt; Ost-Island: Hlad, Egilstadir, Vallanes, Hallormstadir, Brekka, Hafrafell, Seydisfjördur; Vestmannaeyjar; Heimaey (Boye Petersen). — Norwegen: Paa Ona, Husøy (Wille), Straatage (Paulsen), Fjeldsaeter, Insel Vasa, Maridalen, Kristiania (Printz). — Schweden: Transtrand, Husvallsgölen, Arjepluog (Möller), Gotland, Visby (Borge), Grövelsee [897 m], Grötvallsee, Huskläppen, Fesksee [Langfjället], Dalarne (Borge). — Dänemark: (Lyngbye, Agardh), Färöer (Lowe)!. — Finnland: Vogelberg Mustakallio, Pummanki Haminanperä (Cedercreutz), Pummanki Mustakallio (Häyren). — Estland: Saaremaa, Widoberg, Hiiumaa, Palaküll (Skuja). — England: Helvellyn (West, Lightfoot, Wither, Dillenius, Hooker, Hassall, Greville, Harvey, Mackay, Johnston), London (Coll.)!. — Schottland und Orkney-Inseln: Saddle Island, Scotia Bay, Ferrier Peninsula (Holmes, Lightfoot). — Irland: Prov. Munster,

[1]) Alle von mir gesehenen Herbarproben sind durch ein ! erkenntlich.

Leinster (Adams), Ulster (Adams). — Frankreich: (Desmazieres). — Belgien: (De Wildeman); Flandern: Gand, Melle (Scheidweiler). — Dänemark: Jütland (Agardh). — Deutsches Reich: Jever (Koch)!, Jever [*P. Rothii*] (Koch)!, Schwerin (Brockmüller)!, Bergfeld b. Bremen (Lemmermann)!, Flensburg (Froelich)!, Berlin (A. Braun)!, Gießen (A. Braun)!, Erlangen (Reinsch), Dresden, Königsbrunnen, Schandau, Kriebstein, Zschopau (Rabenhorst), Leipzig (Handtke, Richter!, Jessen!, Bauer!), Freiberg (Poerzler), Strehlen, Stonsdorf, Breslau [Liebichshöhe], Radziunz [Kr. Trachenberg], Bunzlau, Schlesiertal, Volpersdorf [Kr. Neurode] (Kirchner), Ohlau (Breitschmidt)!, Ernsdorf (Bauer)!, Schmiedeberg (Hieronymus!), Pohlau [Kr. Rybnik] (Migula)!, Straupitz (Flotow)!, Schneegrubenbaude (Schröter), Elbwiese (Wille), Nordhausen (Kützing)!, Karlsruhe (A. Braun)!, Meersburg (Jack)!, Untersontheim [Württemberg] (Kirchner), Gebhardsweiler [Bodensee] (Leiner)!, München [in der Au] (Sueßenguth), Berchtesgaden (Martens)!, Ötztal [bei Gurgl, 1900 m hoch] (Schmidle), Voldertal [bei Seis, am Ramolweg, 3000 m!] (Krav.), Mehrn b. Brixlegg (Hg.), Jenbach, Rothholz (Hg.), bei Reith, Jochberg, Kirchberg (Ung.). — Österreich: Traunstein (Kaiser), Linz, Pöstlingberg, Buchenau (Poetsch, Schiedmayr), Kremsmünster (Mörl.). — Schweiz: (De-Toni). — Italien: Calliano [Liguria] (Ardissone, Strafforello), Trepalle (Anzi)!. — Rumänien: Schit Pocrov [Distrikt Neamt], Baneasa [Distr. Ilfov], Mohoru [Distr. Gorj, 2100 m hoch], Babaday [Distr. Tulcea] (Teodoresco). — Polen: (Raciborski).

Asien: Japan: (Sinova).

Nordamerika: Colorado (Wolle). — Arktisches Canada: (Lowe).

Antarktis: Südamerika: Graham-Land, Insel Wiencke, Booth-Wandel, Petermann, Argentine (Gain), Astrolabeinsel, Moosinsel (Skottsberg), Kerguelen (Werth)!, Falklandinseln (Hooker)! [*P. Rothii* β. *falklandica*]!.

Prasiola crispa zerfällt in zwei geographisch streng geschiedene Unterarten:

a) Ssp. eu-crispa Knebel subspec. nov.

Thallus im Status *Hormidii* aus einzelreihigen Fäden mit glatter Wand bestehend. Status *Schizogonii* vorhanden. Im Status *Prasiolae* die 1,2—1,6 μ breiten Zellen in Vierergruppen mit Areolen liegend. Zelldurchmesser 1—6 μ.

Auf die Nordhemisphäre beschränkt.

Drei Phänotypen:

a) „*Hormidium*."

I. Status *Hormidii* = f. *simplex* Brand (Hedwigia 54 [1914], 295—310, Figuren). Umfaßt die Gesamtheit der falschen *Hormidium*-Arten von Kützing. — *Ulothrix parietina* Kütz., Spec. alg. (1849), 350; Tab. phyc. II (1855), 97. — *U. velutina* Kütz., Spec. alg. (1849), 350. — *U. crassa* Kütz., Spec. alg. (1849), 350. — *Hormidium parietinum* Kütz., Phyc. germ. (1845), 193. — *H. crassum* Kütz., Phyc. germ. (1845), 193. — *H. velutinum* Kütz., Phyc. germ. (1845), 193. — *H. delicatulum* Kütz., Tab. phyc. II (1855), 96.

Fäden aus einer einzigen Reihe von kurzen, zylindrischen Zellen bestehend; Zellen 1,4—7,5 μ lang und 5,5—13,5 μ breit.

Hierher zu stellen ist ferner als Modifikation:

1. f. *radicans* Brand = f. *submarina* Wille (nec ssp. *marina* Børgesen), Studien III (1901), 13—18, T. 1, f. 42—53.

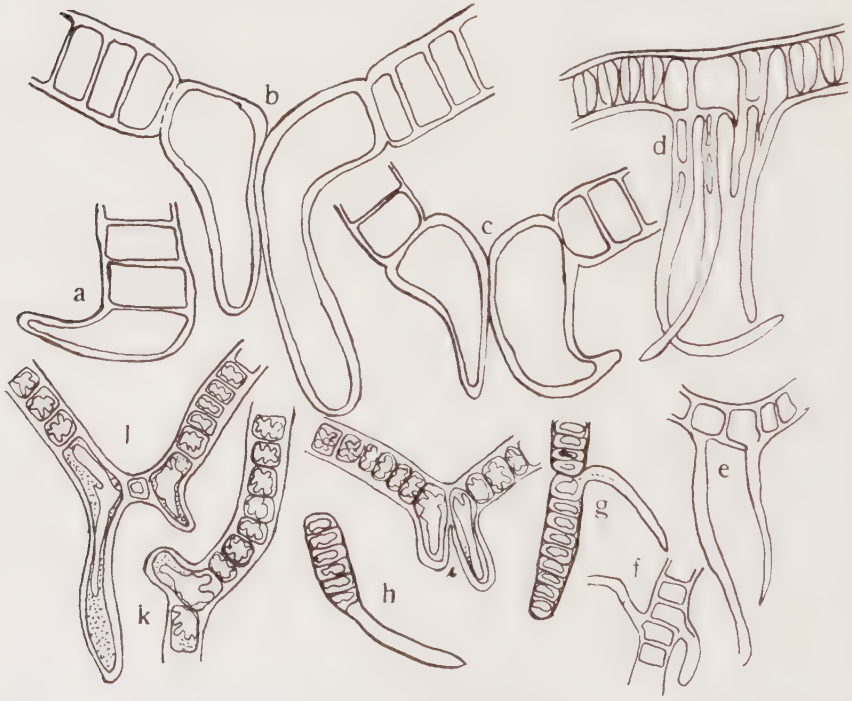


Fig. 2.

Prasiola crispa ssp. *eu-crispa*, Status *Hormidii*, f. *radicans* Brand.

a—c = Rhizoidbildungen am Material vom Grunewald bei Berlin (Orig., 800 ×); d—f = Rhizoidbildung im Faden (nach Brand, 650 ×); g = Rhizoid aus Fadenmitte (nach Chodat, 500 ×); h = Rhizoid am Fadenende (nach Chodat, 500 ×); i = Faden mit Rhizoiden, von zwei Nachbarzellen ausgehend (nach Wille, 570 ×); k = Faden mit einem Rhizoid (nach Wille, 570 ×); l = Faden mit zwei Rhizoiden, durch Einzelzelle getrennt (nach Wille, 570 ×).

Rhizoclonium murale Kütz., Phyc. gen. (1843), 261. — *Hormidium murale* Kütz., Phyc. germ. (1845), 263. — *Ulothrix radicans* Kütz., Spec. alg. (1849), 349; Tab. phyc. II (1855), 96. — *U. muralis* (Ag.) Crouan, Flor. Finist. (1867), 122.

Fäden, einzelne Zellen 1—2 einzellige Rhizoiden ausbildend. Fadendicke 10—12 μ.

Auf Felsen an der Küste. Atmophytisch.

Norwegische Küste, Südküste von Schweden: Malmö!

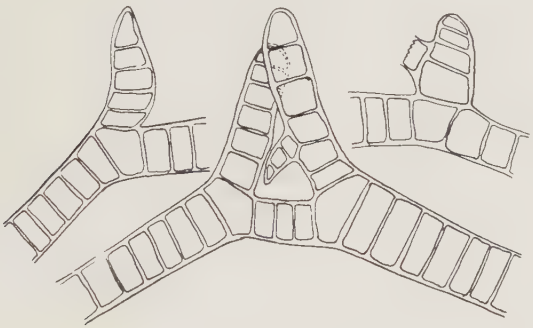


Fig. 3. *Prasiola crispa* ssp. *eu-crispa*, Status *Hormidii*. Anomalien an jungen und alten Fäden (vom Fuße einer *Ulmus campestris* bei Berlin; Orig., 535 ×).

β) „*Schizogonium*."

II. Status *Schizogonii* = f. *fasciata* Brand. nec *Schizogonium Neesii* Kütz (= *Hormidium crenulatum* Kütz.). — *Schizogonium murale* Kütz., Phyc. gen. (1843), 246. — *Sch. Boryanum* Kütz., Phyc. gen. (1843), 247; Tab. phyc. II (1855), t. 98 (*Conferva velutina Boreanum*). — *Sch. delicatulum* Kütz., Phyc. gen. (1843), 247 (*Ulothrix* vel *Hormidium delicatulum* Kütz. olim.). — *Sch. Julianum* Menegh., in Kütz., Spec. alg. (1849), 349. — *Ulothrix radicans* var. *schizogonoides* Kütz., Spec. alg. (1849), 349. — *Schizogonium crispum* Kütz., Spec. alg. (1849), 349.

Schizogonium-Stadium wie in der Gesamtdiagnose!

γ) *Prasiola*.

III. Status *Prasiolae* = f. *genuina* Brand, Hedwigia 54 (1914), 309 (Synonyme S. 13).

Prasiola-Stadium wie in der Gesamtdiagnose!

Als Lokalrassen schließen sich an:

1. f. *sudetica* (Hansg.) Knebel comb. nov. — *P. crispa* var. *sudetica* Hansgirg, Prodr. Algenfl. v. Böhmen I (1886), 54.

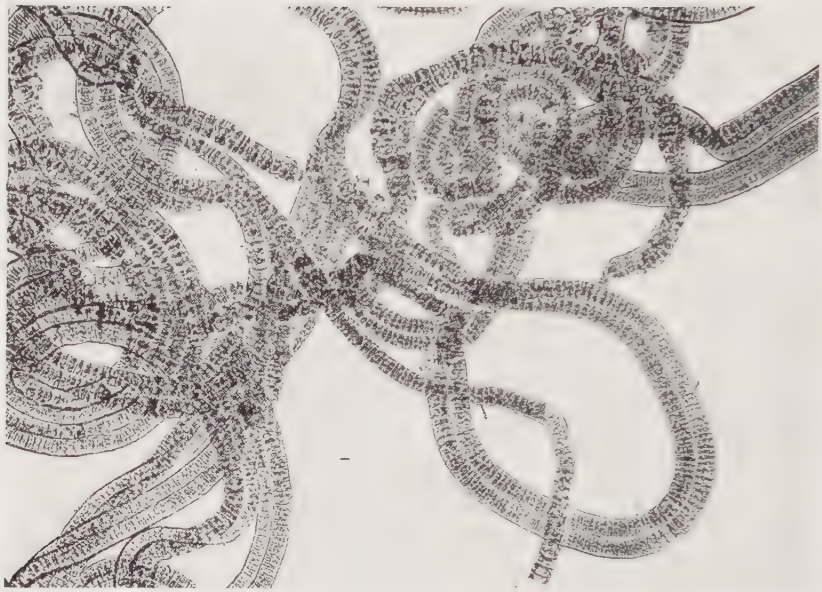


Fig. 4.
P. crispa ssp. *eu-crispa*, *Hormidium*- und *Schizogonium*-Stadium (Orig., 164×).

Fig. 5.
P. crispa ssp. *eu-crispa*, *Schizogonium*-Stadium aus der Kultur mit Artari-Nährlösung (Orig., 164×).

Fig. 6.
P. crispa ssp. *eu-crispa*. Sämtliche Stadien (Orig., 164×).
Kultur in „Artari".

Fig. 7.
P. crispa ssp. *eu-crispa*. *Prasiola*-Stadium in Auflösung, Vermehrungsakineten.
Kultur in „Artari" (Orig., 164×).

Lager winzig klein, gelblich bis grün, 1—2 mm breite, bis zweimal so lange, sehr dünne Häutchen bildend. Zellen vor der Teilung 2—3 μ, nach der Teilung 1—1,5 μ breit, ebensolang oder etwas länger, dicht aneinandergedrängt. Zellmembran äußerst dünn, zwischen den Zellreihen keine hyalinen Streifen bildend, erst nachdem die durch Teilung einzelner, etwa 4—6 μ dicker Mutterzellen entstandenen 16 (seltener nur 4) Tochterzellen durch Druck aus der sie umgebenden, sehr dünnen Mutterzellmembran entfernt werden, sichtbar werdend.

Auf Steinen und Felsen.

Im Riesengebirge: Reichenberger Gebiet: Spindelmühle, Krausebauden (Hansgirg), bis 600 m hoch.

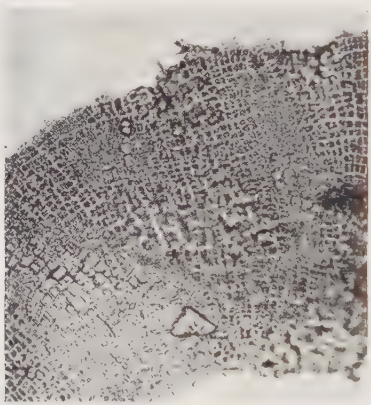


Fig. 8.
P. crispa ssp. *eu-crispa*, *Prasiola*-Stadium. Beginnende Auflösung (Orig., 164×).

2. f. *suecica* (Rabenhorst) Knebel comb. nov. — *P. suecica* Rabenhorst, Flor. eur. alg. 3 (1868), 308; Alg. Nr. 1819.

Thallus dunkelgrün, gekräuselt; Zellen quadratisch, 4 μ groß, an den Ecken abgerundet, ihr Wachstum nur nach einer Richtung vorherrschend, daher die Zellen hier bis zur nächsten Teilung den drei- bis vierfachen Wert des Querdurchmessers erreichend.

Auf Steinen und Felsen.

Schweden: Bei Stockholm, „Mosebacke" (Rabenhorst)!.

b) Ssp. antarctica (Kütz.) Knebel emend.

In diesen wenig bekannten Formenkreis seien die auf der Südhemisphäre auftretenden, der nördlichen *P. crispa* sehr nahestehenden Formen *antarctica, georgica* und *aspera* zusammengefaßt.

Thallus zuerst aus einzellreihigen Fäden mit dicker, krenulierter Wand bestehend: *aspera-Hormidium*-Stadium[1]), Ränder sehr unregelmäßig und rauh. Fäden 12—18 μ breit, Zellen 9—11 μ breit und 1,4—7,5 μ lang (Fig. 9). Status *Schizogonii* unbekannt. Im Status *Prasiolae* die Zellen in Vierergruppen liegend mit Areolen von 2—3,5 μ Breite, Zelldurchmesser 1,6—7 μ.

Nach dem *Prasiola*-Phänotyp zu urteilen, zerfällt die Unterart in die beiden wahrscheinlich als geographische Rassen zu bezeichnende Sippen:

1. f. *antarctica* (Kütz.) Knebel comb. nov. — *Prasiola Rothii* Kütz., Phyc. germ. (1845), 243. — *P. falklandica* Kütz., Tab. phyc. V (1853), t. 40, fig. 3 a. — *P. Rothii* β. *falklandica* Kütz., Spec. alg. (1849), 473. — *P. antarctica* Kütz., Spec. alg. (1849), 473.

Thallus dunkelgrün, klein, 2—4 mm lang, 1,5—3 μ breit, Rand unregelmäßig, gekräuselt. Zellen quadratisch, 4—7 μ im Durchmesser, in Vierergruppen angeordnet, mit 2—3,5 μ breiten, auffallenden Areolen dazwischen.

Auf Felsen. Bildet dichte, ausgebreitete Schichten, die aussehen, als ob sie voll von Blasen wären. Atmophytisch.

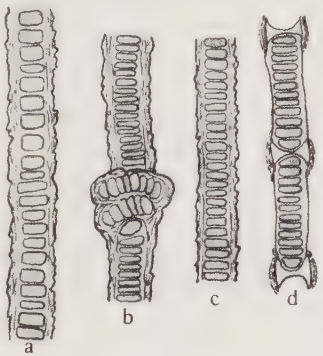


Fig. 9.
P. crispa ssp. *antarctica*, *aspera-Hormidium*-Stadium.
a—d = Fäden (nach West, 335 ×).

Antarktis: Auf Feuerland: Ultima Esperanza, Cap Horn. Inseln: Booth Wandel, Winke. Am Mt. Erebus in 90—120 m Höhe (zwischen *Gloeocapsa Shuttleworthiana* und *Aphanocapsa montana*)! (Svedelius).

2. f. *georgica* (Reinsch) Knebel comb. nov. — *Prasiola georgica* Reinsch, Süßwasseralgen von Südgeorgien (1899), 329, t. 4, fig. 8—9.

Thallus blattgrün, klein, bis 4 cm breit, gekräuselt, am Grunde lose dem Substrat aufliegend, Gewebe häutig. Zellen alle gleichförmig, 1,6—2 μ im Durchmesser, in regelmäßigen Vierergruppen angeordnet.

Auf Felsen.

Antarktis: Südgeorgien (Will)!

---

[1]) *P. crispa* var. *aspera* West, G., und G. S., Freshw. Alg. Brit. Antarct. Exped., I. Teil, VII (1910), 263—298, t. 24, fig. 15—18. — Auf Felsen! Cap Royds.

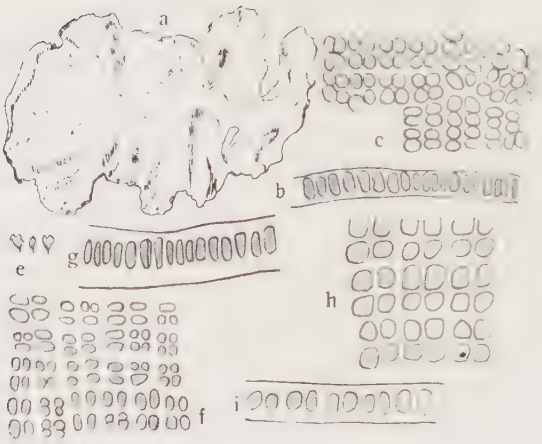


Fig. 10.
P. crispa ssp. *eu-crispa*.
a = Thallus (Orig., 4×); b = Querschnitt (nach Svedelius, 335×); c = Zellanordnung im Thallus (nach West, 335×).

Ssp. *antarctica*: 1. f. *antarctica*.
e = Thalli (nach West, natürl. Gr.); f = Zellanordnung im Thallus (nach West, 335×); g = Querschnitt (nach Svedelius, 335×).

Ssp. *antarctica*: 2. f. *georgica*.
h = Zellanordnung im Thallus; i = Querschnitt (nach Reinsch, 425×).

2. **P. velutina** (Lyngb.) Wille,

Bot. Notiser (1897), 32, f. 1.

Scytosiphon velutinus Lyngb., Hydroph. (1819), 68, t. 16, C. 1—3. — *Bangia velutina* C. Ag., Systema Alg. (1824), 75 (non Kütz.). — ?*Lyngbia copulata* Harvey, Brit. Freshw. Alg. (1849), 222, t. 72, fig. 14. — *Schizogonium copulatum* Kütz., Tab. Phyc. II (1855), t. 100, fig. 4.

Thallus hellgrün, unverästelt (Status *Hormidii*) schmal, gebogen, wellig, oft spiralig gebogen, fädig, aus nur einer Zellreihe bestehend. Zellen 7—12 μ groß, Fäden vor der Längsteilung 12—18 μ breit. Durch Längsteilung der Fäden Bänder entstehend (Status *Schizogonii*), aus zwei oder mehreren Zellreihen bestehend, Bänder häutige Lager bildend. Später durch weitere Längs- und Querteilungen flächenförmige Thalli (Status *Prasiolae*) entstehend, Thalli 1—2 cm lang, 30—70 μ, selten bis 110 μ breit, einschichtig. Zellen zu vier und vier in Gruppen vereinigt, diese zu größeren begrenzten Teilen angeordnet und zur Kante hin ausstrahlend, Zellen 4—12 μ groß. Ver-

mehrung durch losgetrennte Thallusstücke und Akineten. — Fig. 11. Karte 3.

Stenotherme Kaltwasserart (Süßwasserart), in schnellfließenden Bergbächen.

Antarktis: Cape Grant, Cape Flora (Borge). — Franz-Josephs-Land: Südgeorgien: (Borge).

Fig. 11.
a—e = *Prasiola velutina*. a = *Hormidium*-Stadium, die Teilungsfolge zeigend (nach Wille, 380 ×); b = Spitze eines Thallus (nach Wille, 380 ×); c = Ende eines Thallus (nach Borge, 495 ×); d = Spitze eines Thallus im beginnenden *Prasiola*-Stadium (nach Wille, 380 ×); e = *Hormidium*-Stadium mit Übergang zum *Schizogonium*-Stadium (nach Wille, 570 ×). — *f—k* = *Prasiola*-Stadium von *P. velutina*. f = Bildung von Pseudorhizinen (nach Wille, 380 ×); g = Beginn der Ausbildung des Stadiums (nach Wille, 380 ×); h = in der Mitte eine ursprüngliche *Hormidium*-Zelle, die abgestorben und stark in die Breite gezogen ist (nach Wille, 380 ×); i = Zellanordnung am Rande (nach Wille, 380 ×); k = Querschnitt einer Zellage (nach Wille, 380 ×).

Arktis: Ostgrönland: Lille Snenaes (Børgesen)!

Europa: Färöer: (Lyngbye, Parursson). — Schottland.

P. velutina ist schon oft behandelt, nicht selten aber falsch eingegliedert worden. Auf Grund ihres Vorkommens in schnellfließenden Bergbächen und der äußeren Thallusform war man versucht, sie mit

P. fluviatilis zu vereinigen. Dies ist aber aus folgenden Gründen nicht möglich: *P. velutina* hat einen sehr kleinen Thallus mit fast rosenkranzförmigen Einschnürungen am Rande. Die Zellen sind durchgehend kleiner, sehr regelmäßig, deutlich begrenzt und in quadratischen Gruppen geordnet (Fig. 11 i), während *P. fluviatilis* einen großen Thallus, durchgehend bedeutend größere Zellen in nicht so scharf begrenzten Vierergruppen aufweist.

P. velutina ist eine gute Art, was auch Wille durch zahlreiche Untersuchungen feststellte. Zunächst entstehen einzelne Zellfäden (Fig. 11 a, b, c), deren Breite stark variiert, und die Membran wird verdickt. Alle Zellen sind teilungsfähig. Die absterbenden Zellen fallen sofort durch ihre bikonkaven Wände auf, deren Gestalt im höheren Turgordruck der lebenden Nachbarzellen zu suchen ist. Bei Zellen, die schon längere Zeit abgestorben sind, kommt oft noch eine bikonkave Membranpartie hinzu (Fig. 11 a, h). Durch Längs- und Querteilungen wird die Zellfläche vergrößert, bis schließlich das so entstandene *Schizogonium*-Stadium (Fig. 11 e) in das *Prasiola*-Stadium mit seinen typischen Zellgruppierungen übergeht (Fig. 11 d, f—k). Dabei ist die Streckung nach beiden Seiten im Thallus so stark, daß die Teilungen in den Mittelzellen nicht Schritt halten können. Es kommt an den Rändern zu Verwerfungen und rosenkranzartigen Einschnürungen. Auch wurde beobachtet, daß ursprüngliche Einzelzellen im Faden zum Ausgangspunkt für *Prasiola*-Teilungen werden. Die Teilungen können überall und zu jeder Zeit auftreten. Bei allen Teilungen nimmt die Zellgröße immer etwas ab. Am Herbarmaterial Børgesens konnte ich diese typischen Merkmale beobachten. Die Zellen liegen in Gruppen zu vier und vier (Fig. 11 i) angeordnet. In der Regel erstrecken sich die Gruppen quer über den Thallus, aber wenn er aus irgendeinem Grunde etwas unregelmäßig ist, kann man finden, daß sie fast fächerförmig von der Thallusmitte zum Rande ausstrahlen.

3. **P. calophylla** (Carmich.) Menegh.,

Cenni sulla org. e fisiol. alg. (1838), 36.

Bangia calophylla Carmich. — in Grev. Scottish Cryptogam. Flora IV (1826), 220, fig. 1—6. — *Ulva calophylla* Sprengel, Syst. veg. IV (1827), 368. — *U. calophylla* Hass., Brit. Freshw. Alg. (1845), t. 77, fig. 1. — *Prasiola calophylla* Kütz., Phyc. germ. (1845), 242; Jessen, Monogr. (1848), 14, t. 1, fig. 1—3.

Thallus hellgrün, sehr lang und schmal, faden- bis schmal bandförmig, bis über 2 cm lang und 1 mm breit, mit gestutztem oder

abgerundetem Scheitel, mit deutlichem, aber nicht abgesetztem Stiel; Stieldurchmesser 20 μ. Dicke des Thallus über 15 μ. Zellen am Grunde nur in einer Reihe liegend, weiter oben deutlich in Längsreihen angeordnet, Zahl der Reihen gegen das Ende des Thallus auf bis 25 und mehr zunehmend; Zellreihen und Areolen nahezu parallel verlaufend. Zellen in der Aufsicht im Stielteil 9—11 μ lang und 3—5 μ breit, nahe der Spitze des Thallus 5—6 μ im Quadrat, im Querschnitt 8—10 μ hoch. Vermehrung durch Akineten und Aplanosporen. — Fig. 12. Karte 3.

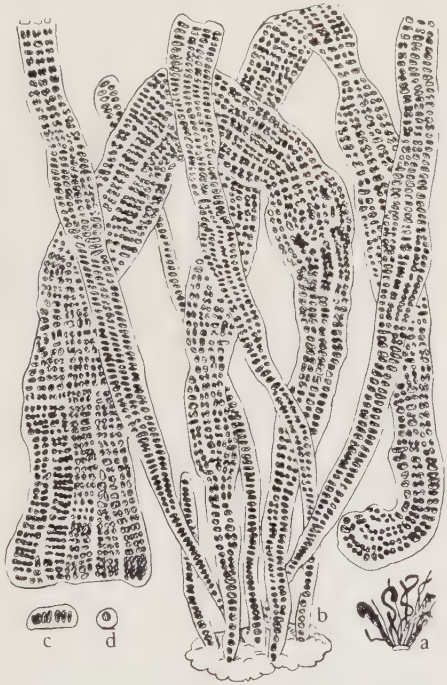


Fig. 12.
Prasiola calophylla (nach Jessen)
a = Thalli (1 ×); b = Zellanordnung im Thallus (200 ×); c = Querschnitt durch den Thallus; d = Querschnitt durch den Stiel (200 ×).

Atmophytische Art mit ausgeprägten ozeanischen Klimaansprüchen. Zwischen Straßenpflaster, auf Steinen an feuchten Orten, in der Nähe des Meeres oder auch in oder über der Hochwassermarke, rasenbildend, bisweilen mit *P. stipitata* Suhr vermischt.

Europa: Schottland: Insel Lismore (Carmichael)!, Limerik (Harvey)!, Aberdeen (A. Braun)! — Irland: Prov. Munster, Leinster, Ulster (Adams). — Schweden: (Lagerheim). — Deutsches Reich: Bei Jever (H. Koch)!, Schermeißl (Reinhardt)! — Frankreich: Falaise (Kützing), Brest (Crouan). — Spanien: (Mackay).

Nordamerika: Washington und Californien (Collins), Whidbey Island, Washington (Gardner Nr. 258).

Die Pflanze ist durch ein Haftorgan oder Stiel angeheftet, der, wie üblich, aus den untersten Zellen gebildet wird (Fig. 12 a, b). Da aber, was für die Art charakteristisch ist, nur eine Zellreihe im Basalteil liegt, ist die Anheftungsstelle auf dem Substrat nur klein. Im Wachstum ist sie der *P. furfuracea* sehr ähnlich. Die jungen Pflanzen sind von linearer und fädiger Gestalt von 13 μ Breite, mit sehr dicker (4,5 μ) Membran. Ein Faden von 0,5 mm Länge zeigte am Ende bereits zahlreiche Längsteilungen. Die Zellreihen werden durch

verdickte Querwände gegliedert, so daß die Quergliederung, die durch dünnere Wände geschieht, kaum festzustellen ist. Gegen das Ende des Thallus nimmt langsam die Anzahl der Zellreihen zu (Fig. 12 b), was zu einem langen, schmalen, faden- bis schmal bandförmigen Thallus führt. Imhäuser beobachtete den breitesten Thallus zu 18 Doppelreihen. Die Zellgruppierung schließt sich unmittelbar an die Thallusform an; die Zellen liegen meist in Reihen, bisweilen auch sekundär in kleineren Gruppen vereinigt (Fig. 12 b).

4. **P. stipitata** Suhr

in Jessen, Monogr. (1848), 16, t. 2, fig. 11—16; Rabenh., Flor. eur. alg. III (1868), 309 (Algen Nr. 496, 1710).

P. marina Crouan, Florule du Finist. (1867), 130, t. 9, fig. 1—3; Alg. mar. Finist. (1867), 391.

Thallus dunkelgrün, häutig, sehr vielgestaltig, klein, breit, keilförmig, lanzettförmig oder fächer- und herzförmig, niemals Blasen bildend, bis 1 cm lang; Scheitel niemals glatt, immer gebuchtet und fädige Auswüchse zeigend, mit einem mehr oder weniger langen, deutlichen Stiel. Zellen im stielartigen Teil in Reihen und weitläufig, im flächenhaften Teil zu zwei bis vier oder mehr in regelmäßigen Feldern dichtgedrängt angeordnet; Zellen durch dicke Zwischenwände getrennt, diese nahezu geradlinig durch den Thallus verlaufend. Zellen in der Aufsicht kugelig, 2—5 μ groß. Membran unten am Stiel dicker (13,5 μ), gegen den Scheitel hin dünner (5,4 μ). Vermehrung durch Akineten und Aplanosporen. — Fig. 13, 14. Karte 1.

Ausgeprägt marine Art, auf Steinen und Felsblöcken in der Brandungszone und im oberen Litoral, rasenbildend, weitverbreitet, oft mit *Rhizoclonium riparium* in Gesellschaft.

Europa: Westküste Europas von Gibraltar bis Nordkap, Küste Spaniens (Miranda), atlantische Küste von Frankreich und England (Lakowitz)!. — Island: Ost-Island: Vattarnes, Brimnes, Borgarnes (Jónsson); Nord Island: Grimsey, Eyjafjördur (Jónsson); Nordwest-Island: Skalholtsvik; Südwest-Island: Reykjavik: Süd-Island: Vestmannaeyjar (Jónsson). — Norwegen: Finmarken, Nordland (Borgesen)!, in der norwegischen Polarsee und im Nordatlantik (Kjellman), Insel Gaas bei Lellefand (Schuebeler), Westküste (Lakowitz). — Schweden: Küste (Lakowitz), bei Barsebäckshamn (Hylmö)!, Bohuslän (Wittrock)! — Dänemark: Küsten (Lakowitz, Areschoug, Lagerstedt). — Deutsches Reich: Westliche Ostsee, innere Ostsee, Nordsee (Lakowitz),

Flensburger Föhrde (Haecker!, Reinbold!, Hansen), Kieler Föhrde bei Neu-Diedrichsdorf, Möltenort, Bülk, Labce (Reinbold), Ostküste Schleswigs (Jessen), Warnemünde (H. Heiden)!, Fehmarn (Lakowitz)! — Frankreich: Brest (Crouan, Desmazieres), Luc (Chemin), St. Vaast la Hougue (Hariot), Cherbourg (Thuret), Saint Malo (Crouan), Belle-Ile (Lloyd). — England: Küste von Northumberland: Berwick; Norfolk: Yarmouth; Devon: Torquay, Teignmouth (Batters). — Schottland: Dunvon, Cumbrae, Joppa [nahe Edinburg], Dunbar (Batters), Orkneyinseln (Traill). — Irland: Prov. Munster, Leinster, Connaught, Ulster (Adams)!

f. *cornucopiae* (J. Ag.) Sjöstedt, Bot. Notiser (1922), 37 bis 45. — *P. cornucopiae* J. Ag., Till Algernes System, Acta Univ. Lund. 19 (1883), 86, t. 3, fig. 71—74; Bot. Notiser (1922), 37—45.

Thallus dunkelgrün, häutig, aufrecht, allmählich sich verbreiternd, keilförmig, spiralig (hornartig) zusammengerollt, Scheitel gestutzt, mit einem langen Stiel angeheftet. Zellen wie üblich angeordnet. Vermehrung durch Akineten und Aplanosporen. — Fig. 13 und 14; Karte 1.

Ausgeprägt marine Form, auf Meeresfelsen in der Spritzzone, rasenbildend, 25 mm groß.

Europa: Norwegen: Bei Halten im Trondhjemfjord (Printz). — Schweden: Bei Kullaberg und Utö (J. Agardh)!

Über *P. stipitata* liegen Untersuchungen von Imhäuser an frischem Material vor, die ich teilweise an Herbarmaterial von Børgesen aus Nordland, von Wittrock aus Bohuslän, von Reinbold aus der Flensburger Föhrde usw. bestätigen konnte. Hier treten isolierte Einzelzellen, Akineten von 10—16 μ im Durchmesser auf (Fig. 14 a); sie werden an der Spitze des Thallus gebildet. Starke Quellung der sie oben und unten bedeckenden Membran verursacht ein Auseinanderweichen der abgerundeten Zellen, die aber infolge der starken Verschleimung noch lange mit der Mutterpflanze in Verbindung bleiben. Oft geschieht es, daß die isolierten Zellen noch am Rande der Mutterpflanze sitzend auskeimen (Fig. 14 l.). Daneben findet man die isolierten Akineten auch außerhalb der Mutterpflanze. Aber sie sind äußerst empfindlich und sterben leicht ab, wenn sie nicht von schleimigen Thallusresten umgeben sind. Es scheint diese Schleimmasse sowohl für hinreichende Feuchtigkeit und erste Nahrung als auch für die geeignete Anheftungsmöglichkeit zu sorgen. Die Keimung erfolgt wie bei *P. furfuracea* durch Zweiteilung (Fig. 14 b). Die unterste Zelle streckt sich, spitzt sich zu und formt sich zum Haftorgan um. Der Zellinhalt schwindet bzw. entfärbt sich erst, wenn sich das Pflänzchen im 6—8-Zellstadium befindet. Bemerkens-

wert ist bei *P. stipitata*, daß hier im Gegensatz zu *P. furfuracea* längere Zellreihen auftreten, in denen keine oder nur sehr wenige

Fig. 13. *Prasiola stipitata*.
a = Zellanordnung im Thallus (nach Jessen, 300×); b = Querschnitt durch den Thallus (nach Jessen, 300×); c = Thalli (nach Herbarmaterial, Orig., 4×); d, e = Thalli (nach Jessen, 4×).

Längsteilungen auftreten (Fig. 14 p, q). Außerdem haben diese jungen Pflanzen eine spindelförmige Gestalt. In älteren Pflanzen bilden sich

dann schnell durch dickere Querwände gegliederte Zellreihen aus. Das anfangs einzellige Haftorgan wird mehrzellig und verbreitert sich bis zu sechs Haftzellen. Die Vermehrung der Wurzelzellen wird nicht

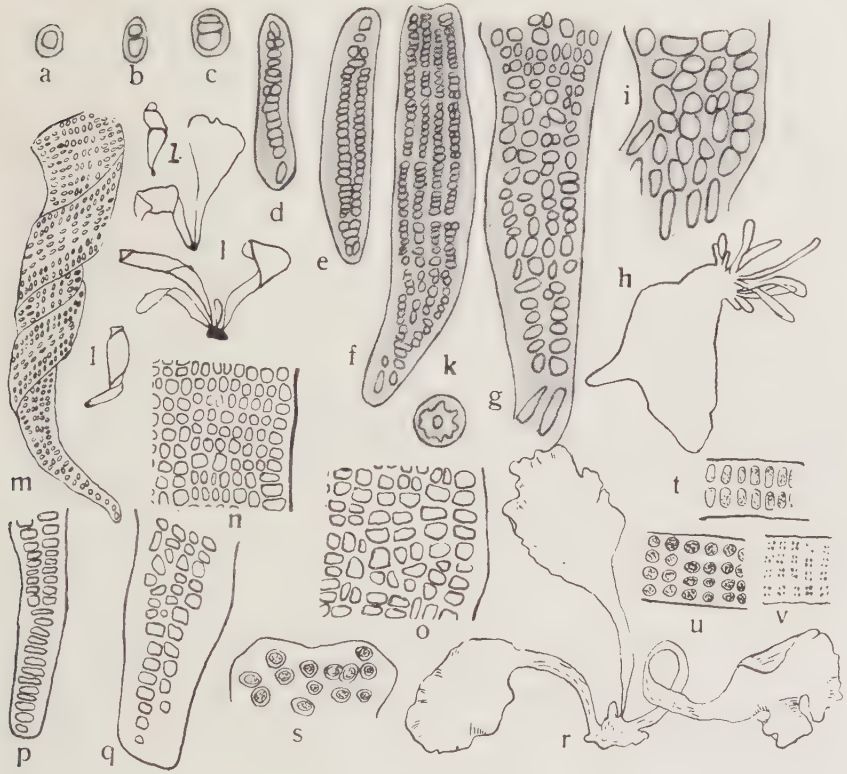


Fig. 14. *Prasiola stipitata*.

a—i = Keimung (nach Imhäuser, 300×); k = isolierte Zelle mit Chromatophor und Pyrenoid (nach Imhäuser, 425×); h = ältere Pflanze, auf der isolierte Zellen gekeimt sind (nach Imhäuser, 10×).

l—q = f. *cornucopiae* Sjöstedt.

l = typische Thalli (nach Sjöstedt, 8×); m = Zellanordnung durch den ganzen Thallus. (Übersicht nach J. G. Agardh); n = Zellanordnung im mittelsten Thallus (nach Sjöstedt, 280×); o = Zellanordnung im oberen Thallus (nach Sjöstedt, 280×); p = Stielteil einer jungen Pflanze (nach Sjöstedt, 280×); q = Stielteil einer älteren Pflanze (nach Sjöstedt, 280×).

r—v = *P. stipitata* (nach Newton).

r = Thallus (7×); s = Übersicht einer ♀ Pflanze mit Sporen (270×); t = Querschnitt durch eine ♀ Pflanze (270×); u = Querschnitt durch eine ♂ Pflanze nahe dem Scheitel (270×); v = Querschnitt. Teilungen zu ♂ Gameten (270×).

durch Teilung der ursprünglichen Zelle, sondern nur durch Verlängerung der unteren, äußeren Zellen des Thallus (Fig. 14p) hervorgerufen. Die Enden der Haftzellen sind so innig mit dem Substrat verwachsen, daß es schwer ist, die Haftorgane freizulegen.

Die Zellanordnung, die in den jungen Pflanzen nur durch Längsreihen zum Ausdruck kommt (Fig. 14 f), wird von der Spitze des Thallus her bald typisch ausgebildet. Die Zellen liegen in Tetraden angeordnet, die kleine Höfe bis zu 16 Zellen bilden. Die Höfe ziehen sich im schmaleren Teil des Thallus durchweg reihenweise hin, so daß die Trennungslinien meist zickzackartig verlaufen. In seinem stark verbreiterten Teile liegen dann auch die Höfe in der für *P. stipitata* bezeichnenden Weise in Bögen (Fig. 13 a) angeordnet.

Die jungen Pflanzen sind stets schlank, spindelförmig, am Ende gerade, schräg abgestutzt oder abgerundet. Es herrscht zunächst ein starkes Längenwachstum vor. Bei den Pflanzen, die schräg abgestutzt sind, kommt es meist zu einer schnellen Verbreiterung des Thallus. Es entstehen dadurch Thalli mit einem deutlichen schmalen Stamm und nierenförmiger, lappenartiger Verbreiterung (Fig. 13 c, d, e). Solche Flächen sind meist noch schwach eingedellt, aber niemals zu Blasen geformt.

In ihrer kürzlich erschienenen Darstellung der britischen Meeresalgen bringt Newton Figuren von *P. stipitata*, die dadurch bemerkenswert sind, daß sie geschlechtliche Fortpflanzung wiedergeben. Nach den kurzen Erklärungen soll *P. stipitata* zweihäusig sein; die Gameten selbst werden nicht dargestellt. Leider fehlt dieser sehr wichtigen Feststellung eine eingehendere Erklärung. Soweit sich aus den Abbildungen (Fig. 14 r—v) schließen läßt, dürften ihre Erklärungsversuche nicht zutreffen. Ich vermute in Analogie zu *P. mexicana*, daß es sich um eine Aplanosporenbildung durch kreuzweise Teilung von vegetativen Zellen nach vorangegangener Querteilung dieser Zellen handelt.

Zum Schluß sei auch *P. cornucopiae* J. Ag. erwähnt. Es kann sich bei ihr nur um eine Form von *P. stipitata* handeln, denn es gibt zahlreiche Übergänge in habitueller und anatomischer Hinsicht (Fig. 14 l, m). Bei *P. cornucopiae* findet sich eine Areolstruktur wie bei *P. stipitata*, wenn sie auch schwächer entwickelt ist (Fig. 14 n—q). Die Zellen haben anscheinend den gleichen Abstand und sind in Längs- und Querreihen angeordnet. *P. cornucopiae* kann daher, wie auch Sjöstedt angibt, nur eine Form von *P. stipitata* sein, die vielleicht durch äußere, nahrungsbiologische Faktoren (geringeren Salzgehalt, verminderte Feuchtigkeit) bedingt ist.

5. **P. furfuracea** (Mert.) Menegh.,

Cenni sulla org. (1838), 36; Jessen, Monogr. (1848), 17, t. 2, fig. 1—10.

Ulva furfuracea Mertens, in Flor. dan. (1816), t. 1489. — *P. Lenormandiana* Suhr, in Herb. et litt. (1843). — *P. leprosa* Kütz., Phyc.

germ. (1845), 243. — *P. furfuracea* β. *leprosa* Rabenh., Deutschl. Krypt. (1845), 134. — *P. leprosa* Kütz., Spec. alg. (1849), 472.

Thallus dunkelgrün, sehr vielgestaltig, flächig, kurz, gedrungen, spatel-, breit keil-, löffel- oder fächer- oder blasenförmig, bis 2 mm lang und ebenso breit, Rand leicht wellig zurückgebogen, Scheitel in kurze fächerförmige Lappen aufgelöst; Stiel kurz, später oft fehlend, Thallus dann mit einem aus den verlängerten Zellen der untersten Zellreihe gebildeten Haftorgan festsitzend. Zellen oft in quadratischen Areolen angeordnet; Felderung im unteren Teil meist nicht deutlich, im flächigen Teil bisweilen fehlend. Zellen in der Aufsicht eckig, 14—16 μ × 4—6 μ groß. Vermehrung durch Akineten und Aplanosporen[1]). — Fig. 15. Karte 1.

Atmophytisch, ausgeprägt ozeanisches Klima beanspruchend, an schattigen, feuchten Orten auf Steinen und Holz in der Nähe des Meeres, rasenbildend, bis $^1/_2$ qm groß.

Europa: West- und Nordwestküsten Europas. — Island: Ost-Island: Vattarnes, Holmar (Jónsson)!; Nord Island: Grimsey (Jónsson); Südwest-Island: Reykjavik (Jónsson). — Norwegen: Tromsö (Jessen)!, Finmark n, Nordland (Børgesen, Jónsson), Frederiköfter (Schuebeler)!, Stenviksholm (Wille), Cape Mary Harmsworth, Cape Neale (Borge). — Schweden: Småland, Väddä, Fjällbo, Öregrund (Borge)!, Kongelf (Nordstedt)! — Dänemark: Hofmansgave (Lyngbye!, Hoffman), Färöer (Børgesen)! Deutsches Reich: Küste Schleswigs (Jessen)!, Greifswald (Jessen)!. — Frankreich: Falaise (Chauvin, Desmazieres, De Brébisson). — England: Cambridge (Carmichael)!. — Schottland: Orkneyinseln (Børgesen, Jónsson). — Irland: Prov. Munster, Connaught (Adams).

In den untersuchten Proben fand ich elliptische, dünnwandige Einzelzellen von 7,0—13,5 μ Durchmesser und bis 22 μ Längsdurchmesser (Fig. 15 c) mit immer charakteristischem Inhalt (Fig. 15 l), in der Mitte das kugelige Pyrenoid, das im kugeligen Mittelstück des Chromatophors, von dem zahlreiche Lappen nach allen Seiten ausstrahlen, eingebettet liegt. Die Zellen kleben auf dem Substrat fest und wachsen sogleich aus; durch Teilungen kommt es zum Zwei-, Vier-, Acht- usw. Zellstadium (Fig. 15 d—p). Die unterste Zelle erfährt bald keine Teilungen mehr und gestaltet sich durch Streckung und Verdickung der homogenen Membran zum schlauchartigen Haftorgan um (Fig. 15 k). Die Polarität der Pflanze ist durch das Haften

[1]) Über die sich bildenden Aplanosporen liegen keinerlei zahlenmäßige Angaben vor, jedoch ergibt sich aus den Zeichnungen von Wille, daß anscheinend nur vier bis acht Aplanosporen gebildet werden (Fig. 15 p, q, r).

auf dem Substrat und vor allem durch das Licht bedingt. Der dem Lichte zugekehrte Teil wächst lebhaft, und die Zellen erfahren zahlreiche Längsteilungen, so daß bald eine Thallusfläche entsteht; Fäden von zwei bis vier Zellen sind daher äußerst selten. Die Flächen

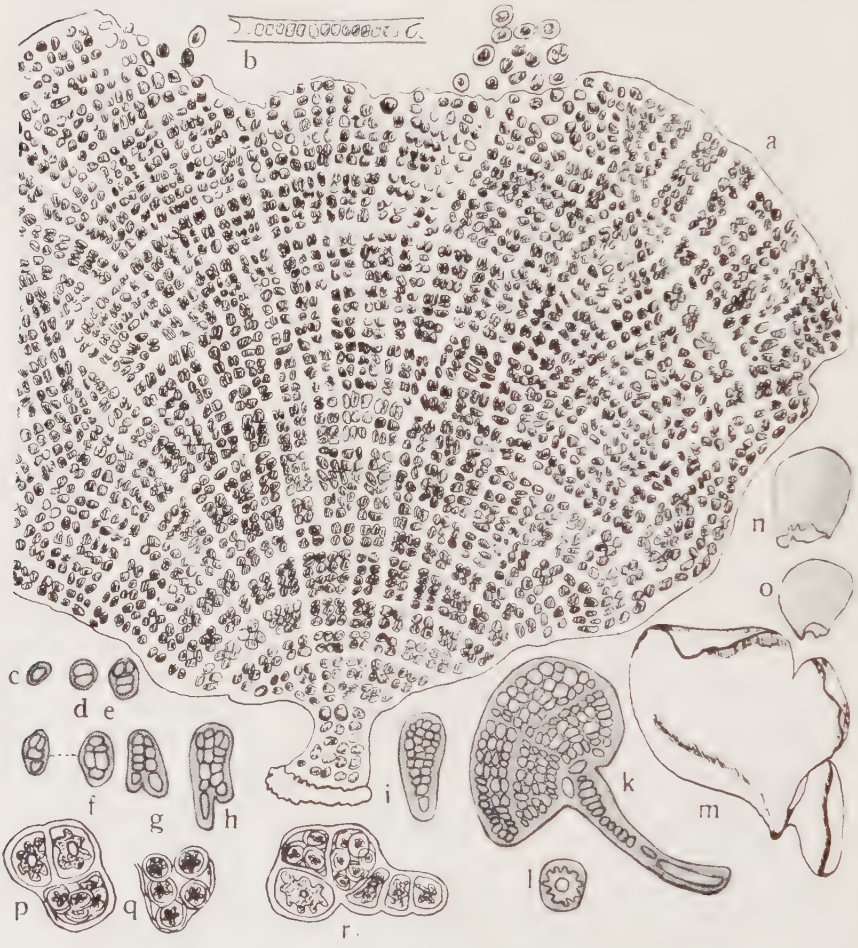


Fig. 15. *Prasiola furfuracea.*
a = Zellanordnung im Thallus, am Rande Aplanosporen (nach Jessen, 300×); b = Querschnitt (nach Jessen, 300×); c—k = Keimung (nach Imhäuser, 300×); l = frisch isolierte Zelle mit Chromatophor und Pyrenoid (nach Imhäuser 425×); m = Thallus (nach Greville, 18×); n, o = blasenförmige Pflänzchen mit enger und weiter Öffnung (nach Imhäuser, 8×); p, r = junge Pflanzen mit Aplanosporen (nach Wille); q = Akinet mit Aplanosporen (nach Wille).

zeigen zunächst vorherrschende Breitenentwicklung (Fig. 15 m); später erfolgt in der Mitte oft stärkeres Wachstum und damit eine größere Flächenzunahme als an den Rändern. Der Thallus wird schalenartig eingedellt, die Ränder rollen sich ein und nähern sich

einander immer mehr und mehr, bis schließlich die vorher ebene Fläche eine Blase mit mehr oder weniger weiter Öffnung bildet (Fig. 15 n).

Die Zellanordnung ist im allgemeinen im Basalteil lockerer und ungeordneter als im oberen Teil; bisweilen tritt auch Areolierung ein. Im blasenförmigen Thallus findet man, wahrscheinlich durch die größeren Spannungen im Thallusgefüge ausgelöst, die unregelmäßigste Zellanordnung.

Die Vermehrung geschieht durch Akineten und Aplanosporen (Fig. 15 a). Die Mittellamelle zwischen den Zellen quillt stark, wodurch sie auseinanderrücken; sie runden sich an den Ecken ab und lösen sich schließlich aus dem Zellverbande heraus. Die isolierten Zellen haben anfangs eine dünne Membran, die sich nach und nach etwas verdickt und in Glyzerin stark quillt (Imhäuser). Die Zellen keimen und wachsen in der üblichen Weise.

Jessen und Rabenhorst teilen die Art in *P. furfuracea* und *P. leprosa*. Der Unterschied wird lediglich in der verschiedenen Zellanordnung und Stammlänge gesehen. Die letzte Art gründet sich auf Material, das von Lenormand und Brébisson bei Falaise gesammelt wurde. Imhäuser untersuchte aus Zellers und Kützings Herbar diese Proben und kam zu folgender Auffassung: „Es ist einerseits nicht zu verkennen, daß sich hier in überwiegender Zahl unregelmäßig areolierte Flächen finden, in welchen die Zellen vielfach gebogen von unten aus aufsteigende Längsreihen bilden; diese Exemplare erreichen meist nur eine geringe Größe und unregelmäßigere Formen als die meisten anderer Standorte. Anderseits darf nicht übersehen werden, daß man auch im Material bei Falaise und beider Herbarien größere und kleinere Pflänzchen antrifft, welche regelmäßig klein areoliert sind."

Zur Untersuchung dieser Frage standen mir mehrere Proben aus Kützings Herbar zur Verfügung. Ich fand flächige, gewölbte und auch blasenförmige Thalli mit gut areolierter Zellanordnung. Eine unregelmäßigere Zellanordnung beobachtete ich lediglich in jüngeren Pflanzen. Doch ist dies sicherlich nur eine vorübergehende Erscheinung. Außerdem sind Größe, Form und Inhalt der Zellen von beiden „Arten" völlig übereinstimmend, so daß eine Trennung unmöglich ist. *P. leprosa* ist demnach als Synonym von *P. furfuracea* zu führen.

6. **P. nevadensis** Setchell et Gardner,

Univ. Calif. Publ. Botany 7 (1920), 290, pl. 21, f. 11—18.

Thallus blaßgrün, klein, begrenzt, länglich bis lanzettförmig, 2—3 cm lang und 0,5—1 cm breit, mit gewelltem und stark ge-

kräuseltem Rand, ohne Stiel, mit breiter Basis, zuerst nur durch eine kleine Scheibe angeheftet, später durch Rhizoiden. Zellen vielgestaltig, auf der Oberfläche in kleinen Tetraden sichtbar, abgerundet oder winkelig, weitläufig angeordnet, mit undeutlichen, nicht in Reihen gelagerten Areolen. Zellen in der Aufsicht 2,7—4,1 μ breit und 4,1—8 μ lang, im Querschnitt rund bis länglich, in der vertikalen Membran 14—25 μ dick. Vermehrung durch Aplanosporen in einem einfachen Tetradenlager. — Fig. 16. Karte 3.

Süßwasserart, in schnellfließenden Wassern, gesellig.

Fig. 16.

Prasiola nevadensis (nach Setchell und Gardner). a, b = junge Pflanzen (0,5 ×); c = ältere Pflanze (natürl. Gr.); d = Zellanordnung am Rande des Thallus (375 ×); e = Zellanordnung in der Thallusmitte (375 ×); f = Querschnitt mit Tetraden (Aplanosporen, 375 ×).

Nordamerika: Crane Creek, Foresta [Stadtseite], Mariposa County, Californien [in 1000—1200 m Höhe] (Setchell Nr. 6507!).

Die Art wurde zunächst auf Grund ihres Vorkommens zu *P. mexicana* gerechnet, aber bei näherer Beobachtung zeigte es sich, daß sie sich durch Form, Gestalt, Zellanordnung und Farbe unterscheidet. Die Farbe ist heller, gelblichgrün, im Gegensatz zur dunkelgrünen *P. mexicana*. Außerdem ist *P. nevadensis* klein, länglich bis lanzettförmig (Fig. 16 a—c), *P. mexicana* dagegen groß, kraus und blattartig (bis 10 cm lang und ebenso breit). Ferner zeigt sich die Zell-

anordnung bei der ersten in kleinen Tetraden und mehr zerstreut als bei der letzten. Hinzu kommt noch, daß bei *P. nevadensis* die Aplanosporen nur ein einfaches Tetradenlager bilden, während bei *P. mexicana* ein deutlich mehrschichtiges Lager gebildet wird. *P. nevadensis* kommt nach meinen Untersuchungen von Proben von Crane Greek der *P. fluviatilis* nahe.

7. **P. fluviatilis** (Sommerf.) Aresch.,

Akad. Förhdl. (1866), No. 6.

Ulva fluviatilis Sommerfeldt, Bemaekninger paa en bot. Excursion til Bergens Stift., Magaz. for Naturv. IX (1828), 27, t. 3, f. 1 a—d. — *U. intestinalis* Sauter, Enum. plant. venal. Flora I (1839), Intelligenzbl., 36. — *Prasiola Sauteri* Menegh. Rabenh., Deutschl. Krypt. (1845), 134, Nr. 5548. — *Ulva frigida* Kerner, Wochenschrift f. Wiss., Kunst (1862), 233. — *P. caespitosa* Menegh. — *P. fluviatilis* var. *Hausmanni* Grunow in Rabenhorst, Flor. eur. alg. III (1868), 310[1]).

Thallus hell rün, am Grunde schmal, stielartig verjüngt, nach oben hin etwas breiter werdend, band- bis lanzettförmig, Rand eben oder nur wenig gewellt, bis (8 mm) 11 cm lang und bis (4 mm) 2 cm breit, mit abgerundetem stumpfem oder wellig gekerbtem Scheitel, keinen deutlichen Stiel bildend, am Grunde mit Rhizoiden angeheftet, im Querschnitt 13—19 μ dick. Zellen im unteren Teil nahe der Basis in wenigen, weiter nach oben nicht mehr so deutlichen Reihen, in vierzellige Felder angeordnet, mit eingeschalteten unregelmäßigen Areolen. Zellen außerordentlich dicht beieinanderliegend, in der Aufsicht 4—6 μ, im Querschnitt 8—13 μ breit. Vermehrung durch Akineten und Aplanosporen. — Fig. 17. Karte 3.

Stenotherme Kaltwasserart (Süßwasserart), in schnellfließenden Bächen und Quellen auf Steinen und überfluteten Felsen, in linien- oder zungenförmigen Lagern bis zu 2917 m Höhe.

Europa: Mitteleuropa: Salzburg (Suhr)!, Ordtal (Sauter)!; Tirol: (Kerner), Ötztal [Bach bei Gurgl] (Dalla Torre, Sarntheim und Schmidle)!, Zillertal, Sellrain: in einem Bache des Längenthaler Ferners bei 2411 m von Perktold [Hfl. 29, p. 28], Nordwestseite des Blechner Kammes zwischen Lisens und Alpein in einer Quelle [0,8° R] in 2917 m Höhe (Kerner)!, Stubai: an überfluteten Felsen im Gletscherbache bei Oeriß, 1600 m (Kerner); in

[1]) Die von Sinova 1928 als *P. fluviatilis* aufgeführte Art ist marin und gehört nicht hierher (vergl. S. 51).

den Karpathen und Tatra (Kalchbrenner)!; im Riesengebirge: in der Nähe des kleinen Teiches (Wille). — Nordeuropa: Im Gletscherbach bei Buerbroan in Hardangar [Norwegen], 800 m hoch (Nordstedt); im Gebirgsfluß bei Leierdal (Sommerfeldt)!; in Gaustafjeld (Wille); Norra Sarek, Lule Lapp (Tycho Vetsergren)!; im Gebirgsbach, 1371 m Höhe, Nord-Finmarken bei 71° nördl. Br. (Tycho Vetsergren); Nordural (Woronichin). — Grönland: Canning Land, 71° 40′ nördl. Br. (Larsen). — Spitzbergen: In Gebirgsbächen an der Magdalena-Bay (Vahl)!

Nordamerika: Britisch Columbien [Bald Mountain] (Taylor). — Alaska: Point Barrow, 71° 22′ nördl. Br. und 156° 12′ westl. Länge (Farlow).

Arktis: Franz-Joseph-Land [Cape Flora] (Borge); Nowaja Semlja (Wille).

Herbarmaterial von Sauter aus Salzburg gab mir einen nicht uninteressanten Aufschluß über die Entwicklung der Art. Es fanden sich neben ausgewachsenen Thalli und Akineten verschiedene Jugendstadien. Das *Hormidium*-Stadium hatte 10—14 Zellen, deren unterste als Haftorgan ausgebildet war. Eine weitere Entwicklungsstufe lieferten kleine keulenförmige Thalli von 0,11 mm Länge, deren Zellen bereits Längsteilungen aufwiesen. Auffällig war an diesen Exemplaren, daß ihnen der „*Hormidium*"-Teil fehlte und daß sich an den unteren Zellen Rhizoiden entwickelt hatten. Offenbar stirbt der *Hormidium*-Teil allmählich ab, wobei die Festheftung durch die sich bildenden Rhizoiden übernommen wird. Beim voll ausgebildeten *Prasiola*-Stadium kann der Schwund des unteren Thallusteiles nach Imhäuser so weit gehen, daß der Fußteil acht Zellen breit ist. Die in diesem Zustand von ihm untersuchte Pflanze hatte eine Gesamtlänge von 11 cm. Der Thallus von *P. fluviatilis* ist durch ein stärkeres Längenwachstum der äußeren Längsreihen oft schwach gewellt.

Was nun die Zellanordnung anbetrifft, so bleibt sie bei den jungen Thalli im Fußteil gleich und dichtgedrängt (Fig. 17 d). Die Areolierung tritt erst weiter oben auf, wobei die Zellreihen durch dickere Streifen in kleine Felder unterteilt werden.

Eine Nachprüfung an Herbarmaterial der var. *Hausmanni* ergab, daß diese „Varietät" nur ein Größenextrem von *P. fluviatilis* darstellt.

Von Sinova wird von der pazifischen Küste, von Japan und Kamtschatka, eine *P. fluviatilis* angegeben, die auf Steinen in einer Tiefe von 3—4 m sowie auf *Zostera marina* und *Sargassum* wuchs. Da diese aber typische Meeresbewohner sind, kann es sich hier nicht

um die Süßwasserart *P. fluviatilis*, sondern nur um eine marine Art handeln. Sinovas kurze Diagnose (S. 51), die mehr oder weniger

Fig. 17. *Prasiola fluviatilis.*
a = Zellanordnung im Thallus (nach Jessen, 300×); b = Thallus (nach Jessen, natürl. Gr.); c = Querschnitt (nach Jessen, 300×); d = der Basalteil eines Thallus mit Rhizoiden (nach Larsen, 300×); e = junge Pflanze (nach Larsen, 300×.)

der echten *P. fluviatilis* entspricht, läßt sie nicht einer pazifischen marinen Art zuordnen, weil diese Arten (*P. meridionalis* und *P. delicata*) eine unregelmäßige Zellanordnung aufweisen.

8. **P. mexicana** Liebm. apud J. Ag.,

Kgl. Vetensk. Akad. Förhdl. 6 (1848), 79—89; Jessen, Monogr. (1848), 19, t. 1, fig. 19—20; Kützing, Spec. Alg. (1849), 473.

P. mexicana β. *quitensis* Lagerh., Ber. Deutsche Bot. Ges. 10 (1892), 366—373, t. 20, fig. 1—23.

Thallus dunkelgrün, kraus, blattartig, bis 10 cm lang und ebenso breit, Rand mehr oder weniger abgerundet, buchtig oder gekerbt, mit kurzem dickem Stiel, zunächst mit schmaler, später mit sehr breiter Basis angeheftet. Zellen am unteren Stielende neben Rhizoiden auch anscheinend als Rhizinen ausgebildet, im übrigen unteren Teil in Areolen angeordnet und mit reichlicher Interzellularsubstanz versehen, im oberen Teil einander näherliegend, mit weniger Interzellularsubstanz und in nur wenig ausgebildeter areolierter Zellanordnung, länglich bis kugelig, 6—16 μ im Durchmesser. Vermehrung durch Aufteilung des Thallus in sehr dünnwandige Vermehrungsakineten (die abgerundeter als die vegetativen Zellen sind; echte Akineten fehlen) und nur im oberen Teil des Thallus vier oder acht ausgebildete Aplanosporen. Aplanosporen kugelig bis länglich, 6—8 μ breit und 10—14 μ lang. Thallus an den Stellen, wo Vermehrungsakineten oder Aplanosporen ausgebildet werden, hellgrün erscheinend. — Fig. 18 und 19. Karte 3.

Stenotherme Kaltwasserart (Süßwasserart), in kalten Gebirgsströmen, auf Steinen in schattigen Schluchten, bis 2740 m Höhe.

Nordamerika: North Fork Clear Creek, nahe Buffalo, in 2700 m Höhe (Tilden)!, Eastern Oregon (Tilden)!

Mexico: Cordilleras de los Andes bei Santa Maria Alpatlachna und auf dem östlichen Abhang des Vulkans Pico de Orizaba (!!) bei Aguassantas zwischen Hacienda de Mirados und Tutla, 2740 m Höhe (Liebmann)!

Ecuador: Am Fuße des Cotopaxi im Flußbett; bei Quito, Pichincha (Lagerheim).

Bolivien: Prov. Larecajo, Sorata, Rio de Challasuijo, Paracollo, Anilaga, Mandon und Colorado (Brandegee)!

Die var. *quitensis* Lagerheim, die durch ihre Zellgröße vom Typus abweichen soll, ist zu streichen, da nach einer mir vorgelegenen Originalprobe ihre Variationsbreite mit der des Typus übereinstimmt.

Die Art gründet sich auf Material von Liebmann. Agardh erwähnt sie nur kurz, und erst Jessen gibt eine genauere Beschreibung mit Abbildungen. Später stellte Lagerheim eingehendere Untersuchungen mit Exemplaren vom Pichincha an, die ich mit den Herbarproben Tildens von Eastern Oregon und North Fork

Clear Creek (2700 m) vergleichen konnte. Nach Lagerheim verbreitern sich die jungen, stets angehefteten Pflanzen sofort zu einem unregelmäßigen dreieckigen, rundlichen oder eiförmigen Thallus, ohne daß es zur Ausbildung des *Hormidium*- bzw. *Schizogonium*-Stadiums kommt. Die kompakte Gestalt des Thallus scheidet

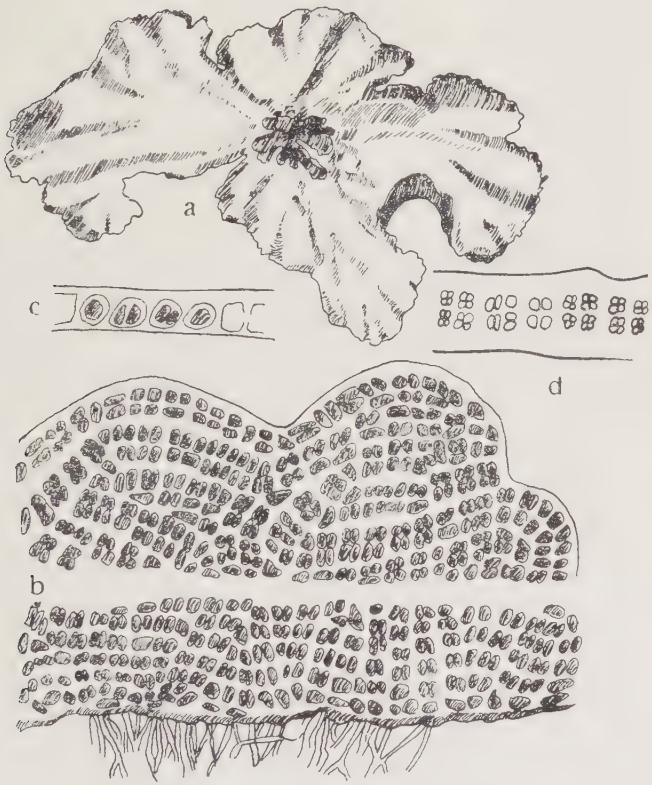


Fig. 18. *P. mexicana.*
a = Thallus (nach Jessen, natürl. Gr.); b = Zellanordnung im oberen und unteren Thallusteil (nach Jessen, 300×); c = Querschnitt durch den Thallus (nach Jessen, 300×); d = Querschnitt, zeigt doppeltes Tetradenlager (Aplanosporen) (nach Setchell und Gardner, 375×).

P. mexicana von *P. fluviatilis*, welch letzte immer von schmaler und bandförmiger Gestalt ist. Auch in anatomischer Hinsicht besteht ein grundlegender Unterschied. Die Zellen der *P. mexicana* sind im unteren Thallus in Areolen mit reichlich eingeschalteter Interzellularsubstanz angeordnet. Der Thallus ist hier auch dicker als im oberen Teil, wo die Zellen sehr nahe beisammenliegen, und daher ist auch die Interzellularsubstanz wenig ausgebildet, so daß dadurch die

Areolarstruktur im oberen Teil mehr oder weniger verschwindet. Im Gegensatz hierzu läßt sich bei *P. fluviatilis* durch den ganzen Thallus eine stete Zellanordnung verfolgen; im Fußteil sind die Zellen noch in Reihen, im oberen Thallusteil in vierzelligen Feldern angeordnet.

Die Vermehrung erfolgt durch losgelöste Thallusstücke, Vermehrungsakineten und Aplanosporen. Über die beiden letzten sind wir besonders durch Lagerheim unterrichtet, der die von ihm als var. *quitensis* bezeichnete Form in großen flachen Tellern kultivierte. Dabei ergab sich hinsichtlich der Vermehrungsakineten folgendes: Die äußere dünne Interzellularsubstanz des oberen Thallusteiles verschleimt vom Rande her, wodurch einzelne Zellen oder auch kleine Zellgruppen frei werden. Die sich abrundenden Zellen bzw. Zellgruppen erfahren aber keine Wandverstärkung. Lagerheim hat diese Gebilde in Anlehnung an Lagerstedt als Gonidien, Wille, einer modernen Begriffsbildung folgend, als Akineten bezeichnet. Es erscheint aber zweckmäßig, auch die letzte Bezeichnung nicht zu verwenden, da die echten Akineten eine dicke Zellwand besitzen. Richtiger erscheint nur, sie unter der Bezeichnung „Vermehrungsakineten" zu führen, zumal sie nach Lagerheim keine Ruheperiode durchmachen, sondern sich sofort festsetzen und auskeimen. Der Keimling bildet dabei sogleich den typischen *Prasiola*-Thallus aus.

Auch hinsichtlich ihrer Aplanosporenbildung weicht *P. mexicana* nicht unerheblich von den übrigen Arten ab. Während nämlich sonst die sich zu Aplanosporen umbildenden vegetativen Zellen im ganzen Thallus zerstreut liegen und direkt durch Simultanteilung 128 bis 512 Aplanosporen erzeugen, wobei der Thallus stets einschichtig bleibt, ist bei *P. mexicana* zunächst der Entstehungsort der Aplanosporen, ähnlich wie bei dem ihrer Vermehrungsakineten, auf die Randteile der oberen Thalluspartie beschränkt. Auch liegen die Sporen dabei nicht zerstreut, sondern zu mehr oder weniger ausgedehnten Lagern vereinigt. Ferner wird der Thallus im Bereiche dieser Lager bisweilen zweischichtig. Im einzelnen erfolgt die Aplanosporenbildung nach den Feststellungen von Lagerheim entweder durch einfache, kreuzweise Teilung der sich umwandelnden vegetativen Zelle, wobei die vier sich gleichzeitig etwas abrundenden Zerfallsteile zu Aplanosporen werden, oder aber die sich umformende vegetative Zelle erfährt zunächst eine Streckung in der Dickenrichtung des Thallus und bildet dann erst die Aplanosporen durch kreuzweise Teilung. Im ersten Falle bleibt der Thallus einschichtig, und aus der vegetativen Zelle sind vier Aplanosporen hervorgegangen; im zweiten

Falle ist (Fig. 19 d—f und g—k) der Thallus zweischichtig und die Zahl der Aplanosporen acht je umgewandelte Zelle. Die Angabe von Collins, daß bei diesen Teilungsvorgängen acht bzw. 16 Aplanosporen auftreten, dürfte auf einer irrigen Auslegung Lagerheims beruhen. Die so gebildeten Sporen rücken durch Verschleimung der Interzellularsubstanz allseitig auseinander und werden dadurch schließlich frei. Ihre weitere Entwicklung ist leider unbekannt.

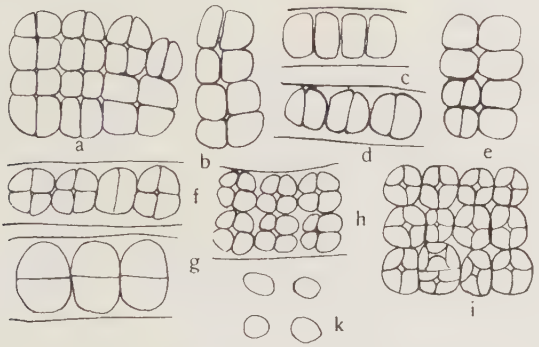


Fig. 19. *P. mexicana* (nach Lagerheim).
a = Bildung von Vermehrungsakineten; b = vegetative Zellen in der Flächenansicht; c = vegetative Zellen im Querschnitt; d = Zellen durch eine senkrecht zur Thallusfläche verlaufende Wand geteilt; e = dasselbe Stadium in der Flächenansicht; f, g = weitere Teilungen; h = durch kreuzweise Teilung haben sich Sporen entwickelt; i = reife Sporen in der Flächenansicht; k = freie Aplanosporen. (Alles mit Zeiß-Objektiv E und Okula 2.)

9. **P. japonica** Yatabe,

Bot. Mag. Tokyo 5 (1891), 187—189, fig. 1—7.

P. esculenta Kirchner, in herb. et in msc.

Thallus hellgrün, häutig, oval oder lang, linear bis länglich, lanzettförmig oder unregelmäßig gelappt, 1—20 cm lang, 0,5—4 cm breit, Rand gewellt und kraus; ohne deutlichen Stiel, mit deutlichen Rhizinen angeheftet, die sich an den unteren Zellen bilden, Rhizinen stark verlängert und farblos. Zellen in der Regel in Vierergruppen angeordnet, quadratisch, 7 μ groß, im Querschnitt zweimal so lang wie breit (17,5—22,5 μ lang und 7,5—10 μ breit). Fortpflanzung durch Makrogameten (6 μ lang und 4,5—5 μ breit) und Mikrogameten (3 μ lang und 2—2,5 μ breit), mit zwei langen Geißeln. Zygoten kreisrund. Thallus bei der Fortpflanzung mehrschichtig. — Fig. 20 und 21. Karte 3.

Stenotherme Kaltwasserart (Süßwasserart), auf Felsen in schnellfließenden Gebirgsbächen.

Japan: Nikko, Kiryo (Kozuke), Shibakawa (Suruya), Oimura (Mino).

Die Art stellt durch ihre geschlechtliche Fortpflanzung die höchste Entwicklungsstufe innerhalb der Prasiolaceen dar. Fortpflanzungsstadien konnte ich in dem geringen Herbarmaterial nicht

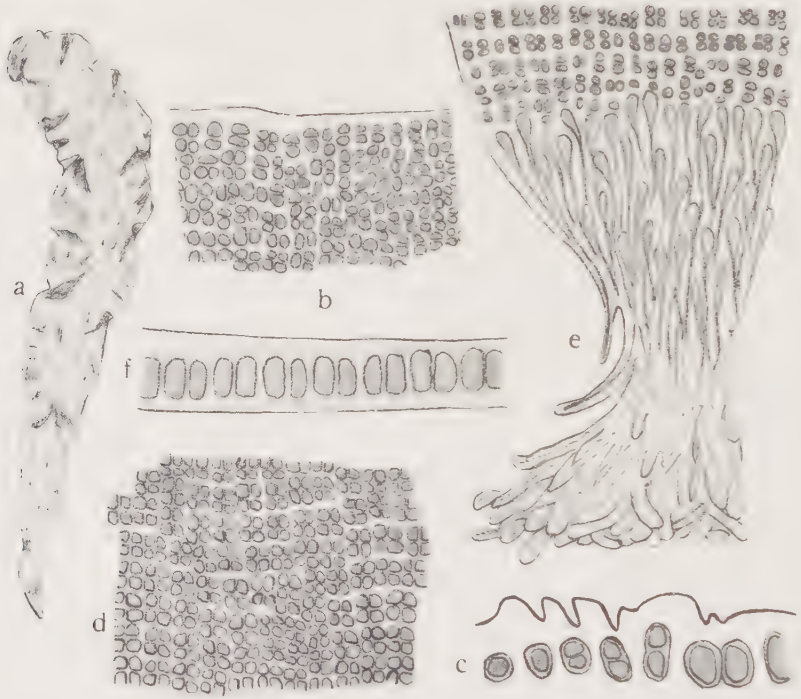


Fig. 20. *P. japonica* (nach Yatabe).
a = junge Thalli (natürl. Gr.); b = Zellanordnung am Rande des Thallus (420×); c = Zelllage am Rande in Teilung (Fortpflanzung, 560×); d = Zellanordnung im Thallus, die Zellen in Vierergruppen zeigend (420×); e = Fußteil eines Thallus mit Rhizinen (240×); f = Querschnitt durch den vegetativen Thallus (einschichtig!, 420×).

feststellen, jedoch hat Yabe hierüber ausführlich berichtet. Die jungen Thalli erscheinen etwa Ende Juli und haben etwa vier Monate später ihre endgültige Länge von 10 cm erreicht. Sie werden dann allmählich faltig, runzelig und zerfallen schließlich vom Rande her in einzelne Bruchstücke; Ende März sind unversehrte Thalli kaum noch zu finden. Die vom November an eintretenden Thallusveränderungen hängen innig mit der Ausbildung von Gametangien zusammen. Bei der Umwandlung der vegetativen Zellen in Gametangien tritt eine rege kreuzweise Zellteilung ein, wobei als Endstadien 16 bzw. 64 Tochterzellen auftreten. Die ersten liefern dann je einen Makrogameten (Fig. 21 a, e, g), die letzten je einen Mikrogameten (Fig. 21 b, f, h). Der

Thallus wird bei der Gametangienbildung mehrschichtig. Bemerkenswert ist, daß Makro- und Mikrogameten im selben Thallus entwickelt werden und in tetradenartiger Anordnung in ihm liegen. Die Makro- und Mikrogameten vereinigen sich an ihren Vorderenden (Fig. 23 c), wobei die Geißeln abgeworfen werden und eine kugelige Zygote (Fig. 21 d) mit dem charakteristischen Chromatophor entsteht. Die Zygote führt rollende Bewegungen aus und keimt erst nach einer

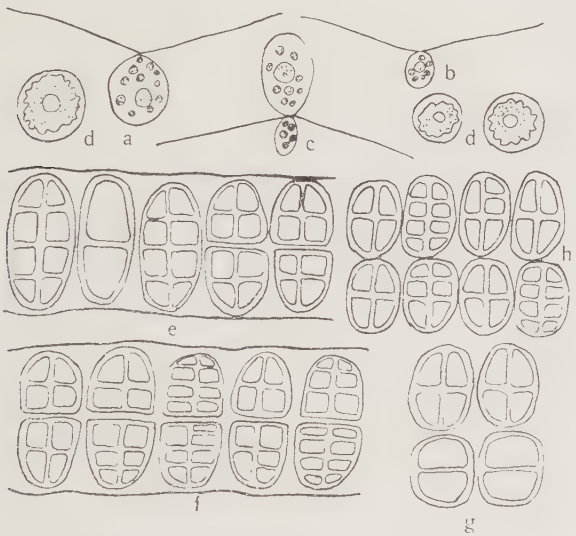


Fig. 21. *P. japonica* (nach Yabe).
a = Makrogamet; b = Mikrogamet; c = Conjugation von Mikro- und Makrogamet; d = drei Zygoten, jede zeigt den charakteristischen Chloroplasten mit dem zentralen Pyrenoid. e = Querschnitt, die Entwicklung der Makrogametangien zeigend; f = Querschnitt, die Entwicklung der Mikrogametangien zeigend; g = einzelne Zellen, die die Entwicklung in Makrogametangien zeigen; h = einzelne Zellen, die die Entwicklung in Mikrogametangien zeigen (e, f, g und h stammen von einem Exemplar!). (a—d 1665×, e—h 665×.)

längeren Ruheperiode. Im Juli wurden die ersten Teilungsstadien von zwei und vier Zellen beobachtet.

Die Pflanze tritt in Japan an geeigneten Standorten offenbar in großer Menge auf und wird von den dortigen Bewohnern als Suppengemüse verwendet. Auch kommt sie in Form von trockenen, gepreßten, quadratischen Platten unter den Namen Kawa-nori, Nikko-nori, Shibakawa-nori und Daiya-nori in den Handel.

Zur Ansicht lag mir auch ein Exemplar der *P. esculenta* Kirchn. vor. Nach eingehender Untersuchung konnte ich feststellen, daß sie mit *P. japonica* Yatabe identisch ist.

10. **P. meridionalis** Setchell et Gardner,

Univ. Calif. Publ. Bot. 7 (1920), 291, pl. 25, fig. 2.

Thallus dunkelgrün, zu einem breiten, herzförmigen, rosettenartigen oder kappenartigen Blatt ausgedehnt, aufgerichtet bis 7 mm hoch, Rand glatt oder umgebogen, mit kurzem und breitem Stiel. Zellen weder in verschiedene Areolen angeordnet noch durch Zwischenräume getrennt, im Schnitt 14—18 μ hoch und 7—8 μ breit, mit breiten, bis 13 μ starken hyalinen Rändern; Membran 40—45 μ dick. Vermehrung durch große und dick umhüllte Akineten und Aplanosporen, zu 128 bis 512 aus einem einzigen Aplanosporangium hervorgehend. — Fig. 22 Karte 3.

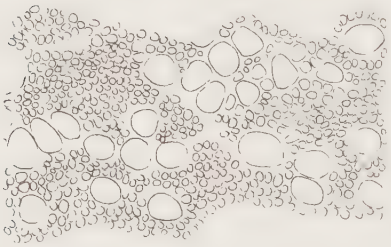


Fig. 22. *Prasiola meridionalis.* Zellanordnung im Thallus mit großen Aplanosporen (nach einer Mikrophotographie von Setchell und Gardner, 221 ×).

Marine Art, auf nackten Felsen oder Felsklippen über der Hochwassermarke.

Washington: Friday Harbor, Neah Bay. — Central-Californien: Tomales Bay (Setchell und Gardner).

Die Art wurde mit *„Gayella" constricta,* von deren systematischer Zugehörigkeit noch die Rede sein wird, vergesellschaftet angetroffen; sie steht der *P. borealis* nahe, die aber leicht von ihr zu trennen ist. Der Thallus von *P. borealis* ist stets areoliert und mit mehr oder weniger deutlichen Interzellularstreifen versehen. Biologisch wichtig erscheint der Pilzbefall, der bei *P. meridionalis* bisher nicht beobachtet worden ist. Charakteristisch für *P. meridionalis* ist die dicke Membran.

11. **P. delicata** Setchell et Gardner,

Univ. Calif. Publ. Bot. 7 (1920), 291, pl. 22, fig. 3; pl. 34, fig. 8; pl. 25, fig. 1.

Thallus dunkelblau bis grün, unmittelbar ausgedehnt und jäh verbreitert, selten länglich, meist herzförmig, aufgerichtet 1—1,5 mm hoch, Rand gekräuselt und eingerollt, mit breitem und kurzem Stiel. Zellen nicht in verschiedene Felder angeordnet und nicht durch Areolen getrennt, in der Aufsicht palisadenähnlich und 10—12 μ im Vertikaldurchmesser, im Schnitt zwei- oder mehrmals so hoch wie breit, Membran 17—20 μ dick. Vermehrung durch Aplanosporen, bis zu 512 aus einem Aplanosporangium (aber oft nur 128) hervorgehend. — Fig. 23. Karte 3.

Marine Art, auf Felsklippen, nahe oder über der Hochwassermarke.

Alaska: Sitka (Gardner, Nr. 3981).

Die Art unterscheidet sich von allen anderen marinen Arten durch ihre dünne Membran; sie zeigt wie die ihr nahestehende *P. meridionalis* eine unregelmäßige Zellanordnung. Ferner ist die große Anzahl von Aplanosporen in einem Aplanosporangium bei ihr zu erwähnen ($8\times8\times8$, $4\times4\times8$). Alle diese Eigenschaften lassen sie als gut begründet erscheinen.

Fig. 23.
Prasiola delicata (nach Setchell und Gardner).
a, b = Pflanzen (10×); c = Zellanordnung (500×).

12. **P. tessellata** (Hook.) Kütz.,
Spec. Alg. (1849), 473.

Ulva tessellata Hook. fil. et Harv., Hookers London Journ. Bot. IV (1845), 297. — *Mastodia tessellata* Hook. fil. et Harv., Crypt. antarct. 2 (1845), 193, t. 194, fig. 2.

Thallus schmutziggrün, groß und breit, in zahlreiche Zipfel und Fetzen gespalten, am Rande leicht gekräuselt, knorpelig, angeheftet. Zellen in kleine·, mosaikartig voneinander getrennten Tetraden oder Reihen angeordnet, die Zellwände sehr dünn, zwischen den Tetraden dicker, hierdurch die scharfe Felderung im ganzen Thallus bedingt. Einzelzelle an den Tetradenecken stark abgerundet, 5—7,5 μ lang und 3,5—4,5 μ breit. Membran an der Ober- und Unterseite des Thallus sehr dick. Vermehrung durch Akineten und losgerissene Thallusteile. — Thallus in der Regel von einem Pilz, *Laestadia tessellata* Winter, befallen und dann, wie Querschnitte zeigen, mehrschichtig — Fig. 24. Karte 3.

Marine Art, auf Steinen und Felsblöcken in der Brandungszone, auf die südliche Hemisphäre beschränkt.

Südpatagonien: Feuerland (Hariot), Kap Horn [La côté du Chili] (Hariot). — Antarktis. — Kerguelen (Hooker)!

Zur Ansicht lag mir die Originalprobe Hookers vor. Die Pflanze lenkte schon lange die Aufmerksamkeit auf sich, da sie stets einen Pilz (*Laestadia tessellata* Winter[1]) beherbergt. Bei der von mir unter-

Fig. 24. *Prasiola tesselata*.
a = Zellanordnung in der nichtbefallenen Alge (420 ×); b = Zellanordnung nach Pilzbefall in derselben Alge (420 ×); c = Querschnitt, den Verlauf der Mycelien quer durch das Gewebe der Alge zeigend (330 ×); d = Querschnitt, ein Spermogonium zeigend (220 ×); e = Spermatien des Pilzes (570×); f = Thallus (natürl. Gr.). — (a—e nach Hariot, f nach Kützing.

[1]) Perithecien mit Spermogonien vermischt, gleichförmig, zerstreut, in großen Auswüchsen, kugelförmig, den *Prasiola*-Thallus durchziehend. Scheitel vorgewölbt, mit einfachem Porus, auf beiden Seiten halbkugelig hervorspringend, 200—220 μ breit, häutig, ledern, dunkel. Asci mit runden und langen Höckern besetzt, in kurzem Stiel nach unten gerichtet, acht Sporen enthaltend, 53—57 μ lang, 9 μ breit. Sporen unterteilt, länglich, mit Höckern besetzt, an beiden Seiten verjüngt, aber kaum zugespitzt, häufig abgerundet, ungleichseitig, hyalin, 12—15 μ lang und 3,5—4,5 μ breit (Fig. 24 e).

suchten Herbarprobe war bereits der junge Thallus stark von Pilzhyphen durchzogen (Fig. 24 a—c). Die Folge war ein deutliches Auseinanderrücken der Zellen, also eine Vergrößerung der Streifendicke. Es kommt dadurch zu einer markanten mosaikartigen Felderung, die der Art den Namen einbrachte. Die Zellanordnung zeigt auf den ersten Blick etwas Ähnlichkeit mit der von *P. crispa* ssp. *antarctica*, wie schon Imhäuser erwähnt hat. Aber bei *P. tessellata* sind die Zellen nie quadratisch und ihre Ecken stark abgerundet. Die Pilzhyphen scheinen, wie ich gut beobachten konnte, keinen schädigenden Einfluß auf die Zellen auszuüben; jedenfalls dringen sie nie in die Zellen selbst ein, sondern ein dichtes Hyphengeflecht umgibt die einzelnen Zellen. Die zahlreichen Kreuzungspunkte der Hyphen erscheinen dabei körnchenähnlich. Ferner fiel am Thallus sowohl an der Unter- als auch Oberseite die sehr dicke Membran auf, die zusammen mit der Wanddicke dem ganzen Thallus eine knorpelige Konsistenz und Steifheit gibt (Fig. 24 f).

13. **P. borealis** Reed,

Univ. Calif. Publ. Bot. 1 (1902), 160, t. 15, fig. 7; t. 16, fig. 8—14.

Thalli hellgrün, breit, keilförmig, gewölbt, aufrecht, dünn, zur Mitte hin schlaff und häutig, 0,5—1 cm lang, 33—45 μ dick, zu drei oder vier, kleine Rosetten bildend; Stiele der Thalli zu einem kleinen, kurzen Stamm (Hauptstiel) vereinigt, am Rande gekerbt, gekräuselt oder auch glatt, mit einem deutlichen Hauptstiel angeheftet. Zellen in der Oberflächenansicht quadratisch mit auffallend scharfen Ecken, 5—11 μ groß, in deutlichen quadratischen oder polygonalen Tetraden mit dazwischengeschalteten breiten Areolen angeordnet; Zellen im Querschnitt länglich, rechteckig bis oval oder säulenartig, durch eine dicke gelatinöse Membran an den beiden Oberflächen zusammengeschlossen, 11—14 μ im Vertikal- und 4—9 μ im Horizontaldurchmesser. — Thallus in der Regel von einem Pilz, *Guignardia Alaskana* Reed, befallen und dann, wie Querschnitte zeigen, mehrschichtig! — Fig. 25. Karte 3.

Marine Art, auf Felsen an der Küste, über der Hochwassermarke; nur auf die nördliche Hemisphäre beschränkt.

Alaska: Iliuliuk: 53° 52,5′ n. B. und 166° 29′ w. L.; Unalaska: 53° 59′ n. B. und 166° 18′ w. L. — St. Paul- und Kadiakinsel: 57° 48′ n. B. und 152° 21′ w. L. (Setchell und Gardner, Nr. 5138, 4013, 4021).

P. tessellata unterscheidet sich in Form und Farbe des Thallus sowie in der Anordnung der Tetraden und Areolen von allen anderen

Prasiolen. Die Alge wirkt wie eine höhere Pflanze (Fig. 25 a); sie vereinigt in einem kräftigen Stiel drei bis vier blattartige, von den Rändern her zusammengerollte Thalli, die wie Knospenhüllblätter aus dem Stiel herauszuwachsen scheinen. Die quadratischen, scharfeckigen Zellen sind zu deutlichen quadratischen oder polygonalen Tetraden angeordnet (Fig. 25 b). Außerdem stimmt der Pilz nicht mit dem der *P. tessellata* überein, denn es ist der Ascomycet *Guignardia Alaskana* Reed[1]).

Die symbiotische Verbindung von Alge und Pilz bringt es mit sich, daß die Alge dunkel gefärbt, im Gefüge lederartig und unregelmäßig in Form und Oberfläche ist. Die letzte weist durch bräunliche, halbkugelige Erhöhungen von 180—454 μ im Durchmesser und 90—175 μ in der Höhe Anrauhungen auf. Dazwischen liegen die Zellen. Im jungen Thallus, der noch keinen oder nur geringen Pilzbefall (Fig. 25 b, c) zeigt, sind die Tetraden sehr regelmäßig und die Areolen vollkommen hyalin; der Thallus ist noch einschichtig. Die Zellen sind länglich bis eiförmig oder oft säulenartig. Nach der ersten Teilung (Fig. 25 d), die immer quer zur Zelle erfolgt, erscheinen die Zellen quadratisch. Bei weiterem Ausbreiten der Pilzhyphen, die grob und winkelig sind und dicke Wände mit kleinem Lumen besitzen (1,5—3 μ Durchmesser an den Spitzen), verändert sich der *Prasiola*-Thallus (Fig. 25 d, e, f) allmählich. Er wird nun mehrschichtig (Fig. 25 e, f,) und erreicht eine Dicke von 8—16 Zellen (Fig. 25 e, f). Die Außenschicht ist dicht und fest und wird daher nicht von Hyphen durchdrungen. Dafür breiten sich die Hyphen unter ihr reichlich und dicht aus. Die Mycelien dringen aber nie in die Zellen selbst ein, sondern wachsen nur um diese, und zwar in den hyalinen Streifen zwischen den Zellen kapselartig herum. Infolge der Durchwucherung verschwinden die Streifen nach und nach und pressen die Algenzelle auseinander. Auf diese Weise entsteht die scharfe mosaikartige Felderung auch im Querschnitt.

Besonders auffällig ist, daß Reed bei der Alge keine Vermehrungszustände beobachten konnte. Doch geschieht die Vermehrung sicherlich durch losgelöste Thallusteile. Der offensichtlich Nutzen ziehende Kommensale der Symbiose ist also der Pilz, dem die Alge Nahrung und Schutz gewährt, ohne selbst Vorteile zu genießen.

[1]) Perithecien (Fig. 25 f) dunkelbraun bis schwarz, zahlreich und unregelmäßig zerstreut, breit, kugelig, im Thallus versenkt, 273—450 μ im Durchmesser; Scheitel konvex, Porus einfach, nach allen Seiten des Thallus hin geöffnet. Asci kugelig auf langen Stielen, mit acht Sporen, 25—33 μ lang und 7—14 μ breit. Sporen nahezu elliptisch, mit zugespitzten Enden, mit dünnen Wänden, hyalin, 8,5—13,5 μ lang und 3—4 μ breit. Das ganze Jahr hindurch fruchtend.

P. borealis stellt also hinsichtlich ihres Pilzbefalles eine weitgehende Parallele zu *P. tessellata* dar. Ob der bei ihr festgestellte Mangel an Akinetenbildung in irgendeiner Beziehung zu dieser Symbiose steht, muß späteren Untersuchungen überlassen bleiben.

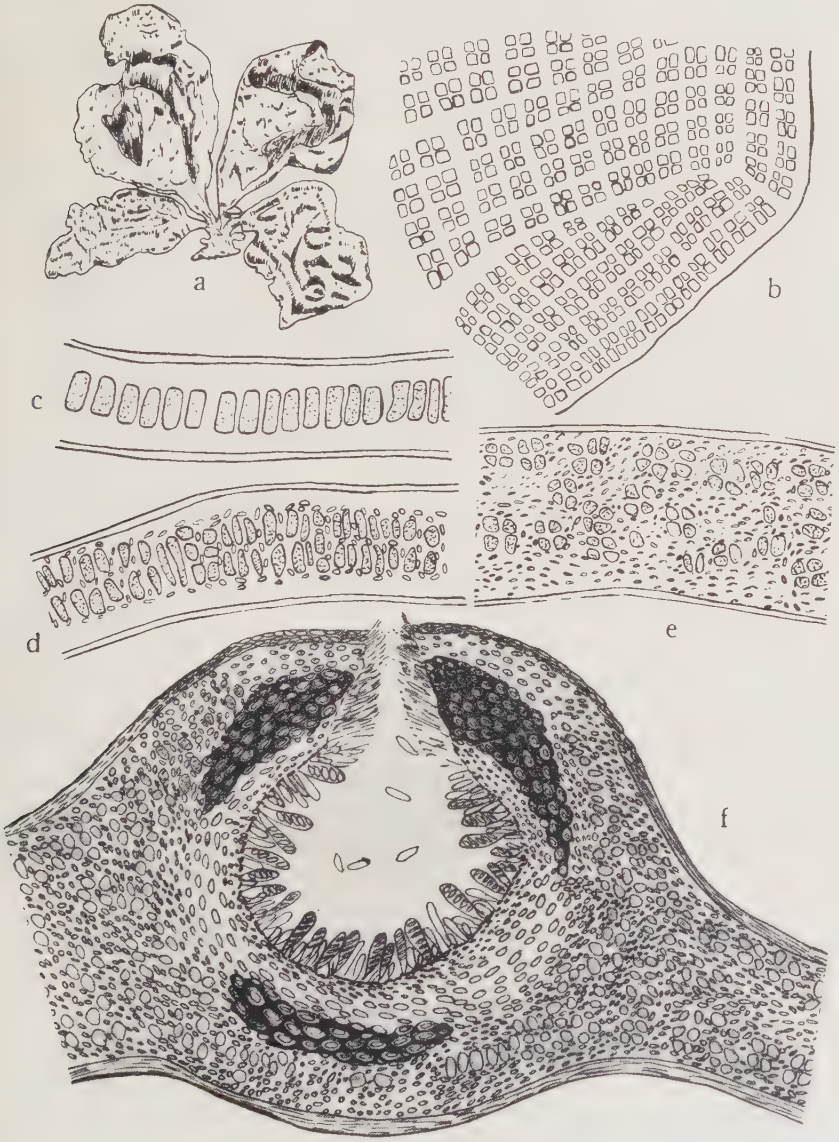


Fig. 25. *Prasiola borealis* (nach R e e d).
a = Thallus (natürl. Gr.); b = Zellanordnung im Thallus; c = Querschnitt durch den Thallus, nicht befallen vom Pilz; d, e = Querschnitte, den immer stärkeren Einfluß des Pilzes auf das Gewebe der Alge zeigend; f = Querschnitt durch ein Perithecium. (Objectiv 1/6. Okular 2.)

Wenig bekannte und noch nachzuprüfende Arten:

P. cristata (Hook. et Harv.) Ag., Till. Alg. Syst. 6 (1883), 82. — *Ulva cristata* Hook. et Harv., Crypt. Antarct. II (1845), 193.

Thallus klein, 4—15 mm lang, blattartig gekräuselt, lückenhaft, breiter als lang, über der Mitte in mehrere Zipfel zerspalten, Zipfel fadenförmig, gewunden oder gekrümmt, mehrfach geteilt; Fortsätze gehörnt, nach allen Seiten hin verzweigt; Zellen unregelmäßig angeordnet, selten in Vierergruppen. Zusammenhängende Lager. (Abbildungen fehlen!)

Atmophytisch, in Felsengruben zwischen *Gloeodictyon anastomosans* auf der Kergueleninsel (Hooker et Harvey) und Kap Horn (Hariot).

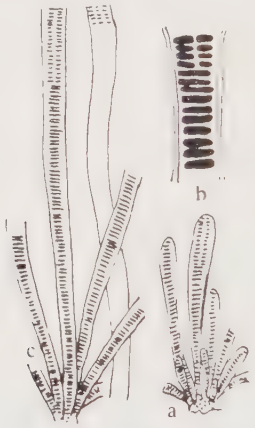


Fig. 26. *Prasiola filiformis* (nach Reinsch). a = var. *minuta* (124 ×); b = Stück des unteren Teiles eines Fadens (412 ×); c = var. *typica*, Teil eines Rasens von der Kergueleninsel (124 ×).

P. pusilla Montagne, Syll. gen. spec. Plant. cryptogam. (1856), 450, Nr. 1592; Cent. VI, Nr. 59 (sub *Ulva*!); Lagerstedt, Monogr. Pras., p. 42; Imhäuser, Entw. u. Form. Pras., p. 284.

Thallus hellgrün, sehr dünn und zart, zipfelig, Rand gewellt oder gekräuselt; Zellen klein; Akineten lose, oval und meist zugespitzt. (Abbildungen fehlen!)

Im Litoral der Carolineninseln!

P. minuta Dickie, Journ. Linn. Soc. Bot. 14 (1874), 358.

Pflanze sehr klein, nur mikroskopisch sichtbar. Thallus an der Basis schmal, 35 μ breit, linear bis lanzettförmig. Zellen

viereckig, an der Basis zu einer bis drei, weiter oben zu fünf bis sechs gruppiert. (Abbildungen fehlen!)

Im stehenden Wasser auf Felsen zwischen Schlamm auf den St.-Pauls-Felsen.

P. filiformis Reinsch, Zur Meeresalgenflora von Süd-Georgien, in: Die deutschen Polarforschungen und ihre Ergebnisse 2 (1890), 366, fig. 5 a—c.

Thallus aus mehreren kleinen, zarten, bis 4 mm breiten Fäden zusammengesetzt, am Substrat angeheftet. Zellen im Stielteil in einer Reihe liegend, weiter oben in Tetraden, mit linearen Areolen dazwischen, angeordnet. Membran 2,7 μ dick. Durchmesser der Zellstreifen 3—4 μ. Durchmesser der Tetraden 8—9 μ. — Fig. 27 c.

Marin, auf dem Thallus von *Prasicla tessellata* Kütz. sitzend.

Kergueleninsel (Reinsch)!

var. **minuta** Reinsch, Zur Meeresalgenflora von Süd-Georgien, in: Die deutsche Polarforschungen und ihre Ergebnisse 2 (1890), 366.

Thallus viel kleiner, 138—245 μ lang, auf dem Substrat weit ausgebreitet. Zellen im Basalteil 8—10 μ, Tetraden 6—8 μ breit. — Fig. 26 a, b.

Auf Felsen (Phylliten).

Georgien (Reinsch).

Prasiola sp. = *P. fluviatilis* Sinova nec Aresch., Bull. Pacif. Ocean. Sci. Fishery Research Stat. 2, t. 2 (1928), 31, Nr. 13.

Thallus hellgrün, blattreich, geradlinig, keilförmig bis lanzettlich, länglich mit stumpfem Ende. Zellen rechteckig mit abgestumpften Ecken, zu vieren vereinigt und kleine Gruppen für sich bildend. Gruppen voneinander durch schmalere oder breitere hyaline Streifen getrennt, die sich über den ganzen Thallus hinziehen. (Nach Sinova.)

Marine Art, auf Steinen in der Küstenzone, an *Zostera marina* und *Sargassum* in einer Tiefe von 3—4 m.

Japan: Sobolbucht; Kamtschatka (Avačinskij, Sinova).

(Karte 3.)

II. Gayella Rosenvinge,

Medd. om Grönland 3 (1893), 93.

Thallus fädig (Status *Hormidii*), einfach oder sehr wenig verzweigt, zuerst aus einer Reihe von diskusförmigen Zellen bestehend, später Längsteilung in mehrere Zellreihen (Status *Schizogonii*), Thalli dabei zunächst noch flach (einschichtig) bleibend, erst später durch weitere Teilungen in der dritten Dimension körperlich werdend

(Status *Gayellae*). Zellinhalt und Zellaufbau wie bei *Prasiola*. Vermehrung durch Akineten und Aplanosporen. — Die Gattung ist F. Gay zu Ehren benannt.

1. **Gayella polyrhiza** Rosenvinge,

Medd. om Grönland 3 (1893), 936,

fig. 45—46; Batters, Journ. of Bot. 40, Suppl. (1902), 9; Collins, Green Algae of N. America (1928), 141, fig. 78—79. — *Schizogonium tortum* Kütz., Phyc. gen. (1843), 246. — *Prasiola crispa* ssp. *marina* Børgesen, Marine Alg. in Bot. of the Faeroes 3 (1902), 482, fig. 99. — *P. polyrhiza* Jónsson, Bot. Tidsskrift 25 (1903), 353. — *P. crispa* f. *torta* (Ag.) Brand, Hedwigia 54 (1914), 295—310.

Thallus grün, zuerst ein einfacher Faden aus einer einzigen Reihe von diskusförmigen, 10—12 μ großen Zellen: Status *Hormidii*. Auf dem Substrat durch eine rhizoidartige Vorwölbung aus der untersten Zelle (Fußzelle) angeheftet; später werden sekundäre rhizoidartige Auswüchse an verschiedenen Teilen des Fadens gebildet, und zwar ein bis zwei von einer Zelle.

Später Längsteilung in den Fäden, so daß Bänder von 60—70 μ entstehen: Status *Schizogonii*. Oberfläche der Bänder unregelmäßig. Bänder flach (einschichtig); die diskusförmigen Zellen in deutlichen Längs- und Querreihen angeordnet.

Darauf Teilung in der dritten Dimension: Thallus wird körperlich: Status *Gayellae*. Zellen in Längs- und Querreihen angeordnet, im Querschnitt zu 2, 4, 8, 16 usw. Zellen liegend, etwa *Glococapsa* ähnlich. Vermehrung durch Akineten und Aplanosporen, letzte in Längs- und Querreihen im Thallus; Thallus dann gelb bis braun gefärbt. — Fig. 27, Karte 3.

Marine Art, auf Felsklippen, über der Hochwassermarke.

Grönland: Godthaab, Hunde Eiland (Rosenvinge). — Shetland: Lerwick Fjord (Børgesen). — Norwegen: Finnmark (Rosenvinge). — England: Küste von Northumberland: Berwick (Batters). — Alaska: Amaknak Island (Collins, Setchell und Gardner).

In der Systematik hat *Gayella* von jeher die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Wille und Børgesen rechneten sie wegen ihrer Rhizoiden zu *P. crispa*. Jónsson trennte sie von *P. crispa* auf Grund der typischen Zellenteilung in der dritten Ebene. *Gayella* muß daher als eigene Gattung geführt werden, obgleich sie anscheinend in genetischer Beziehung zu *P. crispa* steht. Aber solange die Kenntnis hierüber noch gering ist, besteht keine hinreichende Sicherheit

dafür, daß sie aus der Zylinderform hervorgeht und eine „direkte Fortsetzung" der *P. crispa* ist. Daher ist auch die von Brand aufgestellte *P. crispa* f. *torta* als unsicher abzulehnen und als Synonym von *Gayella polyrhiza* zu führen. Der Hauptbeweis liegt darin, daß ich in allen Kulturen mit *P. crispa* niemals eine Teilung in der dritten Dimension des Raumes oder sonst Übergänge feststellen konnte.

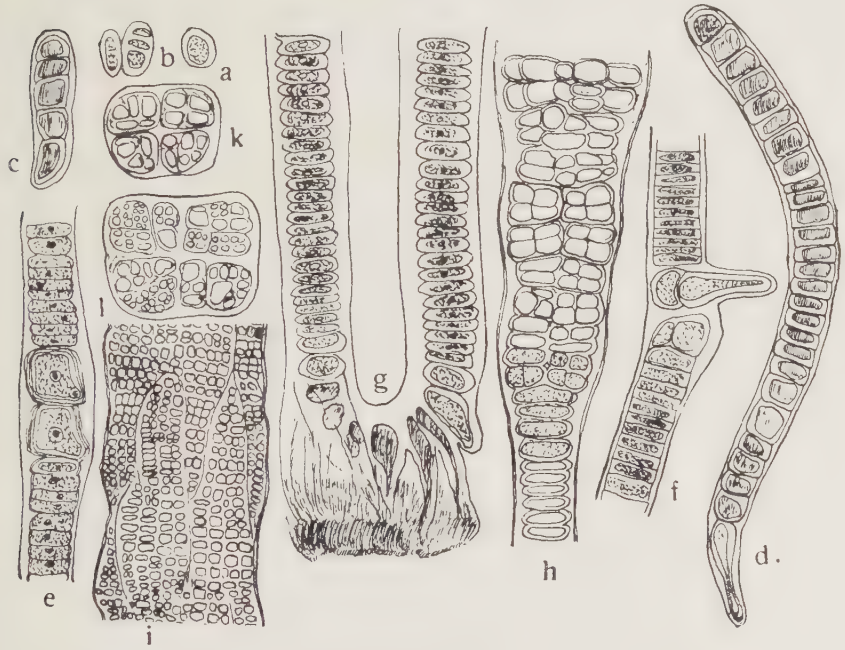


Fig. 27. *Gayella polyrhiza* (nach Rosenvinge).
a—c = Keimung (720 ×); d = junger einzellreihiger Faden mit ausgezogener Fußzelle (720 ×); e, f = Faden mit Zellinhalt (Rhizoidbildung, 580 ×); g = zusammengekrümmter Faden mit zahlreichen Rhizoiden (580 ×); h = Faden durch Längsteilungen verbreitert (*Schizogonium*-Stadium, 480 ×); i = Zellanordnung im *Gayella*-Stadium (360 ×); k, l = Querschnitte durch den mehrschichtigen Thallus (360 ×), l zeigt auch Akinetenbildung im Querschnitt.

Außerdem bestehen einige Merkmale bei *Gayella*, die sie leicht von *P. crispa* unterscheiden:

1. ist *Gayella* stets auf dem Substrat durch rhizoidartige Auswüchse oder Rhizoiden angeheftet, die entweder aus der Fußzelle (Fig. 27 c, d) oder auch aus anderen Zellen des Thallus herauswachsen (Fig. 27 e, f. g),
2. hat *Gayella* diskusförmige Zellen, die sich leicht von den kurzen, zylindrischen Zellen der *P. crispa* im Status *Hormidii* unterscheiden (Fig. 27 e, g),
3. ist bisher *Gayella* nur an marinen Standorten gefunden worden, was sie gleichfalls von der atmophytischen *P. crispa* scheidet.

Wie wir aus der Diagnose ersehen, ist auch hier von Natur aus die ganze Entwicklungsfolge vertreten (Fig. 26 a—l).

Zum Schluß sei kurz Stellung zu der von Setchell und Gardner aufgestellten *G. constricta* genommen. Eigenartig ist in der Diagnose die Chromatophor- und Pyrenoidbeschreibung ("chromatophore single occupying nearly the entire cell, pyrenoid obscure"). Weiter deutet in der Abbildung 5 Setchells der seltsam blasenartig ausgebuchtete Thallus nicht auf eine *Gayella* hin. Der wabenartige Querschnitt (Abb. 10) schließlich läßt es völlig klar erscheinen, daß es sich um eine *Schizomeris* handelt.

Folgende Arten sind zu streichen:

1. **Schizogonium aureum** Kütz. = **Schizomeris spec.,** ex herb. Kütz., Foz do Douro (Newton 1879),
2. **Sch. Neesii** Kütz. = **Hormidium crenulatum** Kütz. ex herb. Kütz., Blankenburg,
3. **Prasiola irregularis** Kütz. = **Enteromorpha spec.,** ex herb. Suhr, Grönland,
4. **P. laetevirens** (Kütz.) Lakowitz = **Ulothrix spec.**
5. **P. nodosa** Kütz. = **Enteromorpha percursa** J. Ag., ex herb. Suhr, bei Julianehaab, Grönland,
6. **P. pulveracea** Kütz. = **Pleurococcus vulgaris** Menegh. f. **pulveracea** (Kütz.) Brand., ex herb. Suhr, Nordhausen,
7. **Gayella constricta** Setch., et Gardn. = **Schizomeris constricta** Beger et Knebel comb. nov.

Spezielle Untersuchungen an Prasiola crispa.

A. Morphologie.

Die folgenden Untersuchungen beziehen sich, sofern nichts anderes vermerkt ist, auf *Prasiola crispa* ssp. *eucrispa*, die mir in allen drei Stadien reichlich sowohl im frischen als auch im getrockneten Zustande zur Verfügung stand.

Die Zellmembran weist einen komplizierten Bau auf. Löst man vorher den Zellinhalt durch Eau de Javelle heraus (5 Minuten) und behandelt alle drei Stadien von *P. crispa* mit Chlorzinkjod, so ergibt sich durch deutliche Violettfärbung die Zellulosereaktion. Auffällig war bei dieser Reaktion, was ich immer wieder beobachten konnte, daß die violette Färbung besonders kräftig in den jungen Zellwänden auftrat; es ist hier die ganze Membran kräftig gefärbt. In den älteren Wänden zeigt sich ein anderes Bild, das sicherlich durch die Schichtung beim Wachstum und die spätere chemische Differen-

zierung der Membran hervorgerufen wird; nur die innerste Schicht, die unmittelbar dem Zellplasma anliegt, wird violett gefärbt und besteht demnach aus Zellulose. Die darüberlagernden Wandschichten blieben ungefärbt, da sie zum Verschleimen neigen.

Auch Jodschwefelsäure färbt die Zellulose unter bedeutender Aufquellung tiefblau, besonders wenn vorher mit Diaphanol die Inkrusten aus der Zellwand herausgelöst worden sind.

Ebenso wurde die Kristallisation der Zellulose nach Gilson (La Cellule 9 [1893], 397) versucht. Der Zellinhalt wurde mit Eau de Javelle entfernt, dann folgte eine Behandlung mit Äther, um Fette oder Ölbestandteile herauszulösen. Nun wurde das Material etwa 24 Stunden in Kupferoxydammoniaklösung gelegt und schließlich nach kräftigem Auswaschen in verdünnter Salz- oder Essigsäure untersucht. Die Zellulose war in Form kleiner Körnchen „auskristallisiert", die bei n/10 Jodzusatz noch besser sichtbar wurden[1]).

Nach außen bildet die Zelluloseschicht die Mittellamelle, die am gequollenen Material deutlich zu sehen ist. Dann folgt weiter nach außen die schon erwähnte schleimbildende Substanz, deren äußerste, etwas festere Schicht als Cuticula (k) bezeichnet werden kann.

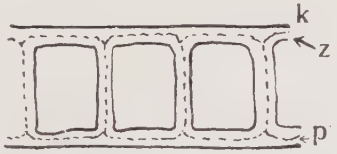


Fig. 28. *Prasiola crispa*.
Membranschichtung; schematisch.
(Orig.)

Material, das 15 Minuten in starker NaOH aufgequollen war, wurde mit Aqua dest. ausgewaschen und mit einer wässerigen Methylenblaulösung 10 bis 15 Minuten lang gefärbt. Besonders die äußeren Schichten der Zellmembran waren blauviolett gefärbt. Durch Zusatz 2% iger Essigsäure konnte die Farbe ausgezogen werden. Die Reaktion deutet darauf hin, daß die äußere Schicht der Membran von pektinisierten Schichten gebildet wird. Dieses Pektin ist ein Stoff von gallertiger oder schleimiger Zusammensetzung, der für den Zusammenhang der Zellen vielleicht als „Kittsubstanz" dient und beim Fadenzerfall (Status *Hormidii*) von ausschlaggebender Bedeutung ist. Der Schleim bietet ferner einigen

[1]) Bemerkenswert ist, daß die Reaktionen nur bei nahezu reiner Zellulose auftreten, dagegen bei starker Einlagerung von Mineralstoffen in der Zellwand versagen. Es kann sich aber bei *P. crispa* nur um geringe Einlagerungen von $CaCO_3$ und $MgCO_3$ handeln.

Schutz vor Austrocknung und gewährt einen gewissen Halt am Substrat. Ich konnte diese an sich schwer sichtbare Schleimbildung mit Tusche bei allen drei Stadien nachweisen.

Die Menge der Schleimbestandteile ist anscheinend vom Standort abhängig. Bei trocknerem Substrat war die Schleimbildung besonders gut ausgeprägt; das wegen seiner größeren, stärker verdunstenden Oberfläche am meisten gefährdete *Prasiola*-Stadium zeigte sich am stärksten verschleimt.

Bei diesen Untersuchungen fiel mir zunächst an toten und eingetrockneten Zellen des *Hormidium*-Stadiums eine Längsstreifung in der Membran auf, die besonders mit Gentianaviolett deutlich sichtbar wurde (Fig. 29 a –c). Die Streifen ließen sich auch im zweizellreihigen *Schizogonium*-Stadium erkennen, doch waren sie nicht mehr so gut zu beobachten. Bei frisch gesammeltem Material verliefen sie nahezu parallel zur Längsrichtung des Fadens, in Kulturen erfuhren sie oft eine Torsion (Fig. 29 b), so daß sie in Schraubenwindungen verliefen. Fritsch, der die Streifen nur an totem oder eingetrocknetem *Hormidium*-Stadium zum erstenmal erkannt hat, hatte die Vermutung ausgesprochen, daß sie auch in der turgeszenten Zelle vorhanden wären. Diese Ansicht kann ich bestätigen, doch ist die Streifung in der lebenden Zelle nur nach Färbung und mit guter Optik sichtbar. In 4 und 6 μ dicken Querschnitten durch den Thallus erschien die Streifung in Form von Punkten auf der kreisförmigen Peripherie (Fig. 29 d). Es gelang mir nun, durch Kombination des Querschnittes und der Aufsicht eine Streifenanzahl von 10 bis 15 im Faden zu ermitteln. Die Streifen stellen vermutlich Wandverdickungen dar und dienen anscheinend der mechanischen Festigung des Thallus.

Durch weitere Untersuchungen konnte ich feststellen, daß *Hormidium* und *Ulothrix*, die bisweilen als Begleiter von *P. crispa* auftreten, jegliche Streifung in der Membran fehlt. Es ist somit die Streifung von *P. crispa* im Status *Hormidii* als ein Unterscheidungsmerkmal von anderen fädigen Formen systematisch wichtig.

Bei *P. crispa* ist, wie überhaupt bei atmophytischen Algen, die Zelle vollständig vom Zellinhalt erfüllt. Die Chloroplasten der Algen nehmen einen größeren Teil der Zelle ein als bei den höheren Pflanzen. Die Beobachtung des Zellinhaltes, namentlich im ungefärbten Zustand, ist daher sehr erschwert. Die Lebendfärbung, die zunächst angewendet wurde, führte zu unbefriedigenden Ergebnissen. Die Farbstoffe drangen in der Regel schwer ein oder überfärbten die ganze Zelle, so daß der Zellinhalt gleichförmig erschien.

Um zuerst ein geeignetes Fixierungsmittel zu finden, führte ich Versuche mit den verschiedensten Fixierungsgemischen durch.

Einige seien hier kurz angegeben: Eine Fixierung mit Jod, wie sie bei Meeresalgen Verwendung findet, war gänzlich ungeeignet, da nach kurzer Zeit der Chromatophor zusammenklumpte und sich dunkelbraun bis schwarz färbte, so daß die übrigen Zellbestandteile verdeckt wurden. Außerdem verquoll die Membran, und die ganze Zelle wurde deformiert. Um eindeutig die Wirkungsweise der einzelnen Fixierungsgemische beurteilen zu können, diente ständig frisches

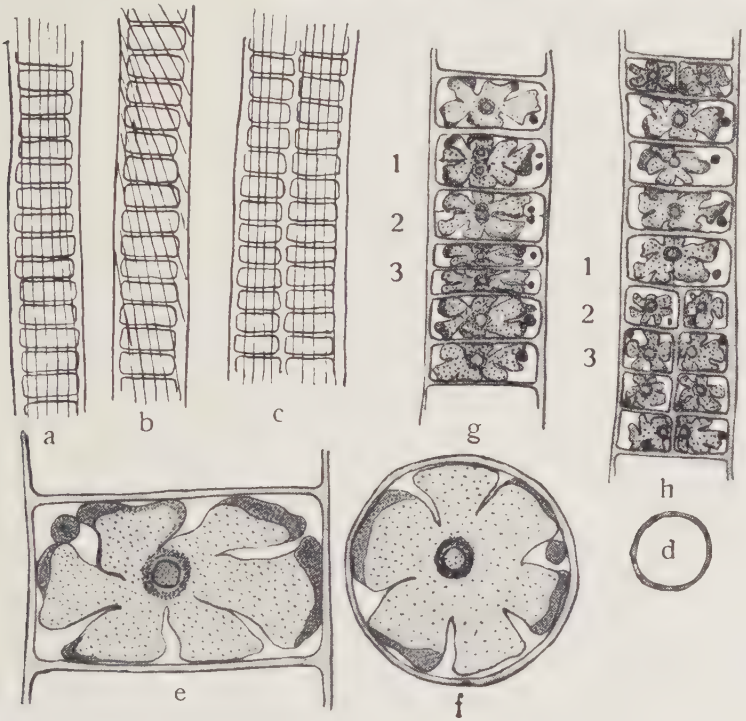


Fig. 29. *Prasiola crispa* (Orig.).
a = Membranstreifung im Status *Hormidii* (frisches Material); b = Membranstreifung im Status *Hormidii* (Kulturmaterial); c = Membranstreifung im Status *Schizogonii* (frisches Material); d = Querschnitt durch den Status *Hormidii*, auf der Peripherie die Streifen zeigend; e = Chromatophor in der Aufsicht, mit Pyrenoid, Stärkehülle und Kern; f = Chromatophor im Querschnitt; g = Fadenstück, Querteilungen (1—3) zeigend; h = Fadenstück, Längsteilungen (1—3) zeigend. (a—d: 650 ×; g, h: 1000 ×; e, f: mit Vergrößerungsapparat umgezeichnet 3600 ×.)

Material zum Vergleich. Es wurden die Zellausmaße gemessen und Form und Größe des Chromatophors verglichen. Bei diesen Beobachtungen ergab sich als bestes Fixierungsgemisch die Lösung von B o v e r i. Bei diesem Gemisch ist zu beachten, daß die Pikrinsäure sorgfältig mit destilliertem Wasser und mit Alkohol ausgewaschen werden muß, um später eine gute Farbstoffaufnahme zu erzielen.

Es handelt sich bei *P. crispa* um einen kompliziert gebauten, körperlichen Chromatophor, der den größten Teil der lebenden Zelle

erfüllt (Fig. 29 e, f). Seine Form ist an fixiertem Material außerordentlich schwer zu erkennen; auch Färbungen mit Jodgrün schufen keine Klarheit. Man ist daher auf Beobachtungen an lebenden Zellen angewiesen. Ich stellte mikroskopische Serienbilder des Chromatophors einzelner Zellen her, untersuchte zahlreiche Querschnitte, zog Herbarmaterial von anderen Prasiolaceen und sogar geschädigte Zellen aus den Kulturen heran, um den genauen Bau des Chromatophors zu erkunden. Es ist sicher, daß die allgemein in der Literatur gebräuchliche Bezeichnung „sternförmig" nicht paßt. Bei dem Wort „sternförmig" denkt man an eine Zentralmasse, von der mehr oder weniger lange, regelmäßig gerichtete Strahlen ausgehen. Imhäuser spricht von „sternförmig gelappt", und Brand weist ebenfalls darauf hin, daß diese Bezeichnung nicht gerecht wird.

Der Chromatophor ist in allen drei Stadien von *P. crispa* und auch bei den übrigen *Prasiola*-Arten gleichgebaut. Es handelt sich stets um ein körperliches Gebilde, das ringsum von Protoplasma, und sei es nur von einer dünnen Schicht, umgeben wird. Die Grundsubstanz des Chromatophors ist von der des Protoplasmas wenig verschieden, wie sich aus der ziemlich gleichmäßigen Färbbarkeit beider schließen läßt. In den fixierten Zellen schien mir der Chromatophor etwas dichter zu sein als das übrige Cytoplasma. „Es ist vielleicht ein besonders abgegrenzter Teil des Protoplasmas, der zu besonders physiologischer Funktion auch besonders gestaltet und differenziert ist, dessen ursprüngliches Netzgerüst wesentlich verengt und verdichtet ist" (Schmitz, p. 24).

Die Hauptmasse des Chromatophors wird von einem deutlichen sphärischen Mittelstück, das immer die Mitte der Zelle einnimmt, gebildet. Dieses Mittelstück ist in den mehr quadratischen Zellen kugelig und in den kurzen und breiten Zellen elliptisch. Dieser Form des Mittelstückes ist auch das Pyrenoid, das immer zentral im Mittelstück des Chromatophors liegt, in Form und Größe angepaßt. Von diesem Mittelstück gehen nach allen Seiten der zylindrischen Zelle (Fig. 29 f) die bald schmalen, bald breiten charakteristischen Lappen aus, die am Ende abgerundet sind. In den mehr quadratischen Zellen sind die Lappen breiter und erstrecken sich durch die ganze Zelle in ihrer vollen Ausdehnung. Dagegen werden in den kurzen breiten Zellen diese Lappen schmäler und mehr oder weniger an den Zellwänden umgebogen. Es scheinen daher im optischen Bild die Lappen, die in der Zelle nach oben und unten gehen, kürzer zu sein als die Lappen, die sich in der Zellbreite erstrecken.

Gänzlich verändert ist das Aussehen des Chromatophors an länger getrocknetem Material (6 Monate). Der Chromatophor löst

sich ringsherum von allen Seiten der Zellwand ab. Dabei verfärbt sich der Chromatophor, die Lappen werden eingezogen bzw. eingerollt, wodurch ein ziemlich glatter Umriß des Chromatophors entsteht. Hinzu kommt das plötzliche Auftreten von Cäsuren, die den Eindruck eines ringförmigen, an einer Seite aufgeschnittenen Chromatophors erwecken. Auffällig ist, daß durch ganze Zellfäden hindurch die Cäsuren der einzelnen Zellen untereinander in einer Linie angeordnet liegen. Diese Cäsuren, die auch am Herbarmaterial zu sehen sind, lassen sich nach längerem Einlegen der Thalli in Wasser als die tiefen Einschnitte der Lappen des Chromatophors erklären.

Der Chromatophor ist in seiner Größe natürlich von der Zelle abhängig. Er wächst entsprechend der Größenzunahme der Zelle. Ich konnte an lebendem Material und an Kulturen deutlich sehen, wie der Chromatophor durch Zweiteilung in zwei mehr oder weniger gleiche Teilstücke zerfiel. Diese Teilung bahnte sich durch eine Schnittlinie an, die zunächst die Lappen ergriff und darauf das Mittelstück. Das Verbindungsstück der beiden Teilstücke des Chromatophors wurde immer schmäler, bis schließlich die Teile vollständig voneinander getrennt waren. Letzte erscheinen an der Teilungsfläche meist knollig; bald wachsen aber hier neue Lappen hervor, bis der Chromatophor seine ursprüngliche Gestalt wieder angenommen hat. Auch die Akineten und Aplanosporen enthalten den typischen *Prasiola*-Chromatophor.

Das stets vorhandene Pyrenoid ist ein kugeliger bis elliptischer Körper, der vielfach mit dem Zellkern verwechselt wurde. Es liegt immer im Mittelteil des Chromatophors, niemals in den Seitenlappen.

In neuerer Zeit hat Geitler (1926) Untersuchungen über Pyrenoide angestellt; er steht auf dem Standpunkt, daß die Pyrenoide aus Proteinen aufgebaut sind.

Durch Färbungen mit Hämalaun und Hämatoxylin stellte ich eindeutig die zentrale Lage sowohl im Chromatophor als auch in der Zelle für alle drei Stadien der Alge fest; das Pyrenoid ist von einem hellen Hof umgeben. Durch Färbung mit n/10 Jod erwies sich dieser Hof als Stärkehülle. Es trat eine deutliche blaue Zone auf, die sich unter der Ölimmersion in kleine blaue Körner auflöste. Die Stärkekörner bilden eine hohlkugelige Hülle um das Pyrenoid. Der Durchmesser des Pyrenoids beträgt etwa 1 μ, mit Stärkehülle etwa 2 μ. Im übrigen ist die Größe des Pyrenoids vom Chromatophor abhängig.

Bisweilen erschien auch die Stärkehülle aus größeren Körnern zusammengesetzt. Jedenfalls handelt es sich bei *P. crispa* um ein umhülltes Pyrenoid. Diese Pyrenoidstärke ist, wie beobachtet werden

konnte, beim Abbau widerstandsfähiger als die sogenannte Stromastärke, die sich fein verteilt durch den ganzen Chromatophor findet.

Obgleich ich mehrere größere Stärkekörner um das Pyrenoid herumgelagert fand, kann ich nicht wie Geitler annehmen, daß das Pyrenoid aus einer der Anzahl von Stärkekörnern entsprechenden Zahl von Teilen zusammengesetzt ist. Mir erscheint diese Ansicht schon aus dem Grunde unwahrscheinlich, weil die Anzahl der Pyrenoidstärkekörner nicht konstant ist, sondern innerhalb weiter Grenzen schwankt. Die Stärkekörner sind nur eine Modifikation der Stärkehülle; *P. crispa* hat also ein kompaktes, umhülltes Pyrenoid im Sinne Geitlers.

Das Pyrenoid zerfällt bei der Teilung nach vorangegangener Durchschnürung in zwei Teile. Von dieser Teilung wird auch die Stärkehülle betroffen. Kurz nach der Teilung sehen wir sie in Form von zwei Halbkreisen um die Tochterpyrenoide liegen. Nach dem Auseinanderweichen ergänzt sich die Stärkehülle wieder zu einem vollständigen Ringe. Einen Abbau des Pyrenoids bei der Aplanosporenbildung, wie Smith ihn erwähnt, konnte ich nicht feststellen. Schließlich sei erwähnt, daß ich einige Male zwei Pyrenoide in einer Zelle fand, doch schienen mir dies anomale Zellen zu sein.

Um den Bau des Zellkerns zu ermitteln, brachte ich fixiertes Material von allen drei Stadien, nachdem es sorgfältig ausgewaschen war, in Hämalaun (Meyer). Zunächst versuchte ich es mit einer Färbezeit von 24 Stunden, denn Vorversuche hatten mir gezeigt, daß ich bei meinem Objekt mit der verschleimten Membran nicht mit der üblichen Zeit auskommen würde. Aber auch diese Zeit genügte nicht. Der Farbstoff hatte sich nur außen und in den pektinisierten Schichten der Membran abgelagert, so daß er leicht ausgewaschen werden konnte; in das Zellinnere war überhaupt kein Farbstoff gedrungen. Es lag offenbar an der Membran, deren Schichtung das Hämalaun nicht durchdringen ließ, sondern stark speicherte und anscheinend mit ihm chemische Verbindungen einging. Nach vielen Versuchen, auf die ich hier nicht näher eingehen will, zeigte es sich, daß eine Acetonbehandlung die Membranschichten für Farbstoffe durchlässig machte. Es wurde das Material durch folgende Acetonstufen geführt: 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 95%, konzentriert und in jeder Stufe mindestens fünf Minuten belassen. Nach der Behandlung wurde kurz mit destilliertem Wasser nachgespült, dann kam das Material in Hämalaun, wo es 15 bis 20 Minuten verblieb; zur Differenzierung gelangte das Material bis zu einer halben Minute in 2%ige Eisenchloridlösung. Darauf wurde das gefärbte Material in üblicher Weise entwässert und vorsichtig durch folgende Stufen:

Alkohol abs. + Nelkenöl, Nelkenöl, Xylol, Xylol + Canadabalsam 2 : 1, Xylol + Canadabalsam 1 : 1, Canadabalsam zur Einbettung in Canadabalsam übergeführt. In jeder dieser Stufen mußte das Material mindestens fünf Minuten verbleiben, da nach der Acetonbehandlung außerordentlich leicht Schrumpfungserscheinungen eintraten.

Durch diese Färbung wurden das Pyrenoid und vor allem der Kern sichtbar. Den Kern bei *Prasiola* nachzuweisen, war bisher nicht gelungen (Imhäuser). Schmitz vermutete durch Analogieschluß, daß der Kern wegen des körperlichen Chromatophors seitlich in der Zelle liegen müsse. Der Zellkern stellt einen kleinen kugeligen Körper dar, der bis etwa Pyrenoidgröße (ohne Stärkehülle gerechnet) erreicht und seitlich in der Zelle nahe der Zellwand in einer Bucht zwischen den Lappen des Chromatophors liegt. Auf Grund zahlreicher Messungen errechnete ich den Kernanteil an der Zelle auf annähernd $^1/_{17}$. In der Kernmitte war stets als dunkler Punkt der Nucleolus zu beobachten.

Wenn sich die Zelle zur Längsteilung anschickt, wandert der Zellkern (Fig. 29 h) von der Peripherie der Zelle durch die Ausbuchtungen der Chromatophorlappen hindurch in die Mitte der Zellwand um sich nun zu teilen. Die einzelnen Phasen bei diesen Teilungen zu beobachten oder gar zu unterscheiden, gelang mir wegen der Kleinheit des Objektes nicht. Nach erfolgter Teilung des Kernes wandern die Tochterkerne wieder zur Seite, um die übliche Lage einzunehmen. Bei der Querteilung der Zellen rückt der Kern in die Mitte der Zelle und teilt sich hier (Fig. 29 g). Die Teilungen finden vornehmlich gegen Morgen statt, wie ich durch serienweise Färbungen von zu verschiedenen Tageszeiten eingesammeltem Material feststellte.

Zum Schluß sei auf die Färbung mit Eisenhämatoxylin (Heidenhain) hingewiesen. Nach der üblichen Fixierung mit Boveri wurde das Material kräftig ausgespült und durch die Acetonstufen geführt. Dann wurde es in 3%iger Eisenalaunlösung gebeizt (4 bis 5 Stunden), sorgfältig ausgewaschen (alles Eisen muß entfernt werden) und in Hämatoxylin gebracht, wo es 17—18 Stunden belassen wurde. Schließlich wurde mit 1,5—2%iger Eisenalaunlösung bis zu 10 Minuten lang differenziert (3%ige Eisenalaunlösung entfärbte zu schnell und gleichmäßig, so daß oft nur noch das Pyrenoid sichtbar war), ausgewaschen, nach der üblichen Methode entwässert und in Canadabalsam eingebettet. Auffällig war hierbei, daß besonders kräftig das Pyrenoid, der Kern dagegen nur schwach gefärbt wurde, was zu Verwechslungen führen kann, während bei der Hämalaunfärbung Kern sowohl wie auch Pyrenoid gleichmäßig gefärbt waren.

Ferner findet man in den Zellen dicht an der Membran stark lichtbrechende Kugeln, die im Winter klein und im Sommer dick und in größerer Anzahl vorhanden sind. Schon Fritsch berichtet davon, konnte aber ihre Bedeutung nicht klarlegen. Piercy wies diese Kugeln bei *Hormidium flaccidum* nach und machte den Versuch einer Erklärung. Kurz danach fanden Fritsch und Haines, daß die Kugeln, deren genaue Zahl sie für die einzelnen Algenarten ermittelten, bei den atmophytischen Algen sehr verbreitet seien und sicherlich als Schutz gegen Austrocknung dienten; sie beobachteten ihre Entstehungsweise und den Chemismus. Auch Puymaly erwähnte diese Kugeln für *P. crispa*, während Imhäuser noch schreibt, daß Zellsaft in Form von Vakuolen nicht vorhanden sei.

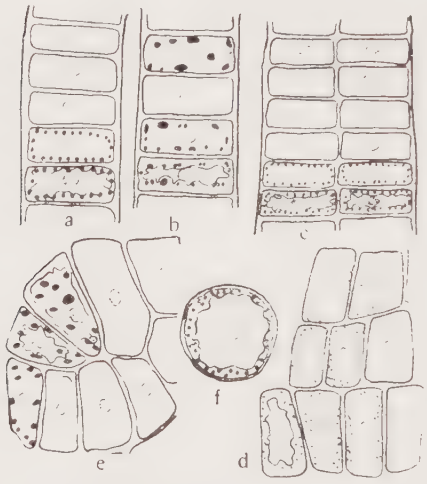


Fig. 30. *Prasiola crispa* (Orig.).
a = Vakuolen im Status *Hormidii* nach 3 Minuten Färbung; b = Vakuolen im Status *Hormidii* nach 15 Minuten Färbung; c = desgleichen im Status *Schizogonii*; d = desgleichen im Status *Prasiolae*; e = desgleichen im Status *Prasiolae* bei trockener Aufbewahrung; f = Vakuolenanordnung in einer frischen Akinete (a—e 900 ×; d, e, f 1800 ×.) Chromatophor schematisch eingetragen).

Um hierüber Gewißheit zu erlangen, stellte ich Versuche auf Nährlösungsagar[1]) an. Eine Petrischale brachte ich an ein kühles Nordfenster (16° C) als Kontrollversuch und eine andere Schale in einen warmen Raum (25°C). Der Agar der letzten Kultur zeigte bald Trocknungserscheinungen. Nach vier Tagen untersuchte ich beide Kulturen und fand durch Färben mit 1%iger Neutralrotlösung nur in der zweiten Kultur lichtbrechende Kugeln. Damit dürfte wohl bewiesen sein, daß die Kugeln als Schutz gegen Trockenheit in der Zelle gedeutet werden können.

Fritsch schreibt (p. 18) zwar: „Das Protoplasma der verschiedensten Landalgen ist gänzlich frei von größeren Vakuolen. Es scheint der größte Teil des Zellsaftes durch das Cytoplasma verteilt zu sein." Bei *P. crispa* (Status *Hormidii*) gibt er zu, daß er in einigen Zellen sehr kleine Vakuolen um den Chromatophor gesehen hat. Aber die Beobachtung erschien ihm nicht charakteristisch für die Alge, zumal das untersuchte Material infolge des kurz vorhergegangenen Regens untergetaucht war.

[1]) Als Nährlösungsagar wurde *Volvox*-Agar nach Mainx verwendet.

Später konnte Puymaly deutlich durch Färbung mit Neutralrot am *Hormidium*-Stadium, das er vier Wochen trocken aufbewahrt hatte, kleine Vakuolen nachweisen. Die Vakuolen sind kugelig und stellen, wie ich mich auch beim *Schizogonium*- und *Prasiola*-Stadium überzeugt habe, ein charakteristisches Merkmal für die Alge in bezug auf Form und Lage zum Chromatophor dar.

Ich untersuchte nun diese Erscheinungen an frischem, kultiviertem und getrocknetem Material mit einer 1%igen Neutralrotlösung an allen drei Stadien. Die Vakuolen traten schon nach zwei Minuten Lebendfärbung deutlich als kräftig rote Kugeln hervor; der übrige Zellinhalt war dabei nicht gefärbt. Es war bei den Untersuchungen streng darauf zu achten, daß die mikroskopische Beobachtung unmittelbar nach der Färbung geschah, da schon nach 10—15 Minuten eine deutliche Veränderung im Vakuolensystem eintrat; die einzelnen Vakuolen bildeten größere Ansammlungen und vereinigten sich schließlich miteinander. Die Ergebnisse waren nun kurz zusammengefaßt folgende:

Vakuolen (Fig. 30 a—f).

I. Frisches Material:

	Anzahl	Größe (Durchm.)	Lage in der Zelle
a) Status *Hormidii* . .	10—16	0,8 μ	Vakuolen liegen an den Zellwänden und in den Ausbuchtungen der Lappen des Chromatophors.
b) Status *Schizogonii* .	16—24	0,6 μ	
c) Status *Prasiolae* . .	23—33	0,5 μ	

II. Kulturmaterial:

	1. Agarkultur:		2. Flüssigkeitskultur:
	a) bei normalem Licht	b) bei farbigem Licht	a) bei normalem Licht, b) bei farbigem Licht
Für alle drei Stadien	Verhalten wie beim frischen Material!	Gelb und blau: Vakuolen von wechselnder Größe durch die ganze Zelle verteilt! Grün und rubinrot: Vakuolen in Größe und Anzahl wie beim frischen Material!	Es konnten in allen Kulturen keine Vakuolen nachgewiesen werden!

Agar-Dunkelkultur (4 Wochen alt):

Vakuolen in Anzahl, Größe und Lage wie bei frischem Material oder bei normaler Lichtkultur.

III. Herbarmaterial (6 Monate alt):

	Anzahl	Größe	Lage in der Zelle
a) Status *Hormidii* . .	5—7	2—3× so groß wie unter I a	Vakuolen zusammengeballt, so daß die Anzahl oft nicht ermittelt werden kann. Übriger Zellinhalt geschrumpft. Streifung in der Membran wird durch Neutralrot sichtbar.
b) Status *Schizogonii* .	6—10	3—4× so groß wie unter I b und c	
c) Status *Prasiolae* . .	9—15		

Herbarmaterial (ex herb. Suhr und Bauer 1828):

Vakuolen in allen drei Stadien nicht nachweisbar. Die Zellen färben sich homogen rot. Zellinhalt stark geschrumpft!

Wir müssen als sicher annehmen, daß der Zellsaft bei *P. crispa* in allen drei Stadien nicht wie Fritsch annimmt, durch das Cytoplasma fein verteilt ist, sondern in einem wohlgeordneten Vakuolensystem enthalten ist.

Aus den Untersuchungen sehen wir zunächst den markanten Unterschied zwischen Agar- und Flüssigkeitskultur. Nur die Agarkultur, die der Austrocknung ausgesetzt war, wies Vakuolen auf. Die Vakuolen erfuhren eine regelmäßige Zunahme und feinere Verteilung in den Zellen, je größer die Oberfläche der Alge wurde. Waren es beim *Hormidium*-Stadium nur 10—16 Vakuolen, so beim *Schizogonium*-Stadium schon 16—24 und schließlich beim *Prasiola*-Stadium 23—33 Vakuolen. Auch ihre Größe änderte sich, indem der kleinste Durchmesser der Vakuolen beim *Prasiola*-Stadium erreicht wurde. All das deutet auf die schützende Wirkung gegen Trockenheit hin.

Puymaly gelang es bei *Prasiola leprosa* (*P. furfuracea*), die Entwicklung der Vakuolen genauer zu untersuchen. Er fand in der Aplanospore eine bis zwei relativ große Vakuolen an den Polen der Zelle liegen. Bei weiterem Wachstum vermehrten sich die Vakuolen auf 10 bis 15, die alle um den typischen Chromatophor herum lagen.

Neben diesen Zellbestandteilen traten noch vereinzelt Reservestoffe auf. Außer der Amylum- oder Pyrenoidstärke gelang es mir, mit Sudan III an kultiviertem Material, das drei Tage unter der „ewigen Lampe" gestanden hatte, Fett nachzuweisen. Die kleinen gelbbraunen Tröpfchen waren durch die ganze Zelle zerstreut. In frisch gesammeltem Material dagegen war niemals Fett zu beobachten. Die Fettanhäufung scheint also nur als Folge schlechter Kulturbedingungen aufzutreten. Von negativem Erfolg war dagegen der Versuch, Glykogen und Volutin nachzuweisen.

Zum Schluß dieses Kapitels seien noch einige Beobachtungen über die Regeneration von Zellen erwähnt. War die Zellmembran

nur eingerissen, so kam es zu einer „Vernarbung"; die Wundstelle wurde durch Schleim, der von den äußeren pektinisierten Schichten der Membran an dieser Stelle ausgeschieden wurde, verschlossen. Anders war es, wenn die Zellmembran durchgerissen war, so daß der Zellinhalt freigelegt wurde. Hier trat keine Vernarbung auf. Eine Neubildung der Membran oder eine Bildung von Verzweigung, wie sie Wildeman (1898) beschreibt, fand nicht statt. Der Zellinhalt ging zugrunde, und die angrenzenden Zellen wölbten sich in die geschädigte Zelle vor.

B. Vermehrung und Entwicklung.

Als erster berichtet Jessen (1848) von einer Art Fortpflanzungszellen bei *Prasiola*. Diese beobachtete auch Lagerstedt (1869) und bezeichnete sie als unbewegliche Gonidien, die von den vegetativen Zellen gebildet werden; sie runden sich ab, umgeben sich mit einer dicken Membran, um sich schließlich aus dem Zellverbande loszulösen und zu neuen Pflanzen heranzuwachsen. Die Ablösung geschieht am Rande des Thallus. Imhäuser (1889) teilte mit, daß er ähnliche Vermehrungszellen bei *P. stipitata* und *P. Sauteri* gesehen habe. Wille (1890) nennt diese Zellen Vermehrungsakineten. Bei Schmitz (1882) finden wir, daß sich die Zellen von *Prasiola* in „zahlreiche unbewegliche Keimzellen" zerteilen.

Daneben fehlte es keineswegs an Angaben über Zoosporen; kurze Berichte liegen von J. G. Agardh (1882/83) und Borzi (1895) vor. Auch Lagerstedt fand Zoosporen in einem Gemisch von *P. stipitata* und einer als *Hormidium marinum* Aresch. bezeichneten Art, doch konnte die Zugehörigkeit zu *Prasiola* nicht einwandfrei nachgewiesen werden; wahrscheinlich gehörten die Zoosporen zu *Hormidium marinum*. In einer späteren Arbeit von Schmitz (1884) findet sich eine Beschreibung der Fortpflanzung von *Schizogonium murale* (= *P. crispa*): „Die Fortpflanzung geht in der Weise vor sich, daß in einzelnen Abschnitten des Fadens eine sehr reichliche Vermehrung der Zellen durch Teilung erfolgt, während die Zellmembranen stark aufquellen. Die einzelnen kleinen Zellen lösen sich dadurch aus dem engen Verbande und gestalten sich ‚anscheinend' zu eiförmigen Schwärmern, die mit zwei Cilien versehen davonschwärmen." Alle diese Angaben stützen sich nicht auf artreine Kulturen. Wille meint daher (1890) mit Recht: „Schwärmzellen und Befruchtung unbekannt!"

Erst in neuerer Zeit, namentlich unter dem Einfluß von Chodat, begann man bei Algenuntersuchungen von artreinen Kulturen aus-

zugehen. So berichtet Lagerheim (1892) an Hand von Kulturen und Beobachtungen über die Vermehrung von *P. mexicana* durch Akineten und Aplanosporen (siehe S. 40).

Um die Frage der Fortpflanzung genauer zu studieren, unternahm ich eine große Anzahl von Kulturversuchen mit *P. crispa* (alle drei Stadien). Als Substrat bzw. Medium für die Reinkulturen dienten Agar, Sand, Lehm, Ton, Rindenstücke und Nährflüssigkeiten der verschiedensten Zusammensetzung (Näheres siehe S. 74 ff.). Um die Alge zur Bildung von Zoosporen zu veranlassen, wurde sie starken äußeren Reizen, im Anschluß an die Versuche von Klebs (1928) und Pringsheim (1926—1928), ausgesetzt, wie: Nährsalzentzug und Nährsalzsteigerung (N, P, Ca), Zusätze von organischen Verbindungen (Maltose, Mannit, Raffinose, Sorbit), pH-Änderungen, plötzliches Überführen in eine gänzlich andere Nährlösung oder gar in destilliertes Wasser, zeitweiliges Verdunkeln oder Belichten, Temperaturveränderung (bis unter den Gefrierpunkt), dann schnelles Auftauen usw. Alle diese Reize lösten aber nie eine Zoosporenbildung aus. Auch am natürlichen Standort konnten niemals bewegliche Sporen beobachtet werden.

Die Perioden größerer Feuchtigkeit (Frühjahr und Herbst) sind zugleich auch die Perioden der Vermehrung. In den Kulturen machte sich diese Periodizität nicht in so hohem Maße bemerkbar; ich fand auch in anderen Jahreszeiten verhältnismäßig oft Vermehrungsstadien in den Thalli. Bei *P. crispa* lassen sich drei Arten der Vermehrung unterscheiden:

1. durch losgelöste Thallusteile (Vermehrungsakineten mit stets dünner Hülle),
2. durch echte Akineten (stets mit dicker Hülle),
3. durch Aplanosporen.

a) *Hormidium*-Stadium.

In diesem Stadium konnte festgestellt werden, daß ein Zerfall der Fäden in Vermehrungsakineten ziemlich selten eintritt. Vielleicht wirken die schon erwähnten pektinisierten Membranschichten und die Membranstreifungen als mechanische Festigungsmittel dem Zerfall entgegen. Die häufigste Art der Vermehrung ist jedoch die Akinetenbildung, seltener finden sich Aplanosporen.

Bei ungünstigen Lebensbedingungen (Feuchtigkeitsabnahme, Turgoränderung, schädigende Salze) bildeten sich plötzlich kugelige Zellen zwischen den kurzen zylindrischen, vegetativen Zellen im Fadenverbande aus. Die Nachbarzellen starben bisweilen ab. Oft bildete ein Faden sämtliche Zellen, mitunter je zwei, oft auch nur

einzelne zu solchen kugeligen Zellen um (Fig. 31 a—c). Im ersten Fall sah der ganze Faden dann wie eine Perlenkette aus. Der Zellinhalt rundete sich ab und erhielt als äußere Hülle die innere Schicht der Mutterzellmembran, deren äußere Schichten verschleimten. Die kugeligen, mit der Mutterzellmembran umgebenen Akineten lösten sich auf diese Art aus dem Fadenverbande heraus.

Bei günstiger Ernährung in Artari-Nährlösung mit $CaCl_2$-Zusatz bildeten sich in etwa zweiwöchiger Kultur zwischen den kurzen zylindrischen Zellen runde Zellen, die später elliptische Form annahmen (Fig. 31 e). Danach löste sich der Zellinhalt dieser auffälligen Gebilde in eine Menge von kleinen Zellen auf, indem der Inhalt durch wandfreie Teilungen in eine ganze Anzahl (bis zu etwa 90) Stücke zerfiel. Die einzelnen Protoplasmateile grenzten zunächst unter schiefen Winkeln aneinander. Nach und nach schwand anscheinend der Druck der Mutterzelle auf die Tochterzellen, der sicherlich durch die Oberflächenspannung der Zelle hervorgerufen wurde. Die Tochterzellen veränderten sich in ihrer Form und Lage zueinander, ihre gegenseitigen Berührungsflächen wurden kleiner, bis sie sich schließlich vollständig abgerundet und mit einer Membran umgeben hatten. Auf diese Art war ein Aplanosporangium mit zahlreichen Aplanosporen entstanden. Wie schon Brand gefunden hat, hängt die Zahl der Aplanosporen und ihre Lagerung von der Größe des Sporangiums ab. Die Sporangien rissen nach Beendigung der wandfreien Teilungen auf und entließen die Aplanosporen.

Nicht selten bildeten sich freigewordene Akineten bei der Keimung in Aplanosporangien um. Die Zellen vergrößerten ihren Durchmesser von 3—6 μ bis auf 27 μ. Der Inhalt zerfiel wieder durch wandfreie Teilungen in zahlreiche Aplanosporen, die durch Aufreißen des Sporangiums frei wurden.

b) *Schizogonium*- und *Prasiola*-Stadium.

Die Vermehrung findet in diesen Stadien in noch reichlicherem Maße durch Loslösung einzelner Thallusstücke (Vermehrungsakineten) statt. Im Thallus bilden sich zunächst Spalten, teils exogen am Rande, teils schizogen in der Fläche. Hierdurch werden einzelne Thallusstücke isoliert, die sich aus dem Verbande lösen und zu neuen Pflanzen heranwachsen. Die Vermehrung durch Zellpakete findet nach meinen Beobachtungen vornehmlich an älteren Thalli statt. Mitunter löst sich dabei der ganze Thallus in kleine Zellkomplexe auf, die strahlenartig auseinanderweichen.

Ein etwas abweichendes Bild beobachtete ich am Rande des Thallus. In rein vegetativem Zustande ist der Rand glatt und gleich-

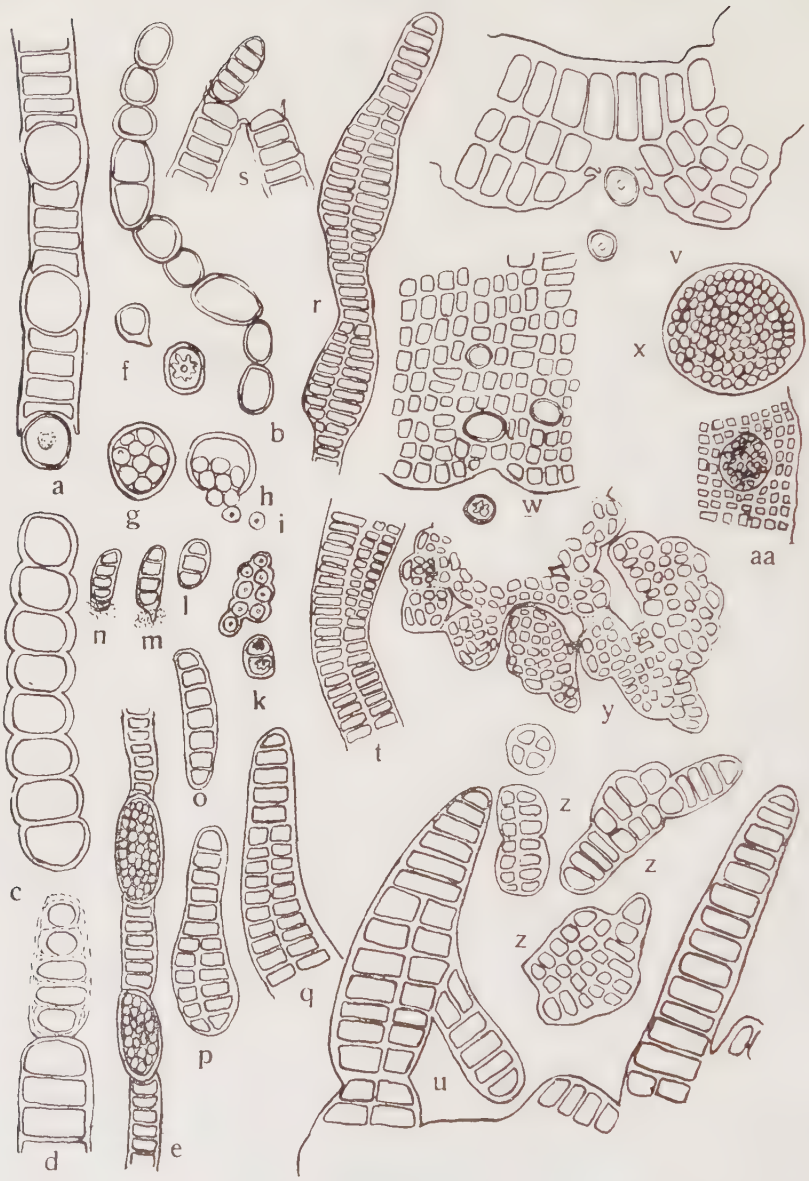


Fig. 31. *Prasiola crispa* (Orig.).

a—o = Status *Hormidii*: a = vereinzelte Akinetenbildung (570 ×); b, c = Akinetenbildung durch den ganzen Faden (b: 380 ×, c: 570 ×); d = Fadenteil verschleimt, der Akineten entläßt (500 ×); e = Aplanosporangium im Fadenverbande (380 ×); f = freie Akineten (570 ×); g = Aplanosporangium (keimende Akinete) mit Aplanosporen (570 ×); h = Aplanosporangium entläßt Aplanosporen (570 ×); i = zusammenhängende Aplanosporen, die im Zuwachs begriffen sind, nachdem die Wände des Aplanosporangiums aufgelöst sind (570 ×); k, l, m, n, o = Keimungszustände von Akineten und Aplanosporen (380 ×); p, q, r = Übergänge vom Status *Hormidii* zum Status *Schizogonii* (500 ×); s = Keimung, die noch auf dem alten Faden erfolgte (500 ×); t = Übergang zum dreizellreihigen *Schizogonium* (500 ×); u = Rand vom Status *Prasiolae* (570 ×); v = Thallusteil vom Status *Schizogonii*, Akineten entlassend (650 ×); w = Thallusteil vom Status *Prasiolae* mit Akineten (570 ×); x = Aplanosporangium (keimende Akinete) mit Aplanosporen (700 ×); y = Thallusteil vom Status *Prasiolae* in Auflösung (570 ×); z = Keimungsstadien, Zuwachs hauptsächlich in der Längsrichtung durch Teilungen nach einer Richtung des Raumes (570 ×); aa = steckengebliebene Akinete im Thallus (*Prasiola*-Stadium) hat sich zum Aplanosporangium umgebildet (570 ×).

mäßig ausgebildet. Unter günstigen Umständen wuchsen nun einzelne Randzellen durch reichliche Teilung zunächst zu Fäden von 30 Zellen und mehr aus, die später durch kreuzweise Teilung in das *Prasiola*-Stadium übergehen konnten (Fig. 31). Die Randauswüchse trennten sich vom Thallus los und bildeten neue Individuen.

Neben dieser Vermehrung ist auch die Bildung echter Akineten bekannt. Sie entstehen teils am Rande, teils im Thallus und sind an ihrer runden Form zwischen den vegetativen, mehr oder weniger rechteckigen Zellen sofort zu erkennen. Die Akineten entstehen in der üblichen Weise und werden in der Regel durch Verschleimen der Zellwand frei.

Seltener kommt es zur Bildung eines Aplanosporangiums; es hebt sich aus dem Zellgewebe des Thallus durch seine Größe deutlich hervor (Fig. 31 e, *x*). Sein Zellinhalt zerfällt in üblicher, wandfreier Teilung in Aplanosporen. Die umliegenden Zellen werden im Wachstum gehindert und schließlich zum Absterben gebracht und in den hierdurch entstehenden umfangreichen Interzellularraum die Aplanosporen entleert. Es handelt sich hierbei nach meinen Beobachtungen immer um keimende Akineten, die im Thallus steckengeblieben sind. Daneben entstehen Aplanosporen auch bei der Keimung von freigewordenen Akineten.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß diese Vermehrungszellen (Akineten und Aplanosporen) in allen drei Stadien von *P. crispa* gebildet werden.

Die Vermehrungszellen sind leicht von anderen gleichgeformten Algen, wie *Protococcus* u. ä., durch ihren zentralen Chromatophor mit seinen allseitig vorgestreckten, abgerundeten, amöbenartigen Lappen und dem zentralen Pyrenoid zu unterscheiden. Der Kern liegt seitlich in einer Lücke zwischen den Lappen des Chromatophors.

Schwieriger ist schon die Trennung zwischen Akineten und Aplanosporen durchzuführen. Äußerlich sind die Akineten von den Aplanosporen außer durch die Stärke ihrer Hülle und die Art ihrer Entstehung vor allem durch ihre Größe zu unterscheiden. Während die Akineten 3—6 μ im Durchmesser erreichen, sind die Aplanosporen kleiner und bewegen sich nur zwischen 1—3 μ groß. Dabei ist, wie ich auf Grund zahlreicher Beobachtungen feststellen konnte, die Größe unabhängig davon, in welchem der drei Stadien die Vermehrungszellen gebildet werden.

Die Akineten stellen zweifellos Ruhestadien dar, die infolge ihrer dicken Membran ungünstige Wachstumsperioden gefahrenlos zu überstehen vermögen und vor allem zur Erhaltung der Art dienen. Dagegen sind die in Aplanosporangien gebildeten dünnwandigen

Aplanosporen hauptsächlich zur schnellen Vermehrung geeignet. Die Aplanosporen sind empfindlicher als die Akineten. In einer Kultur von Artari-Nährlösung fand ich bei einstündiger Unterkühlung (—15° C) annähernd 50% der Aplanosporen abgestorben, während die vorhandenen Akineten unbeschädigt blieben.

Wichtig für die Akineten und Aplanosporen ist ihre Verbreitung. Der Verbreitung durch den Wind, wie sie Ehrenberg noch annimmt, ist von vornherein geringe Bedeutung beizumessen, denn die Vermehrungszellen bieten keine geeignete Angriffsfläche für den Wind. Hauptsächlich ist das Wasser an der Ausbreitung beteiligt. Die Vermehrungszellen wurden, wie ich am Standorte (Baumrinden) beobachten konnte, aus den *Prasiola*-Lagern herausgeschwemmt und blieben an geeigneten Stellen der Rinde haften. Auch auf dem Erdboden können sie noch zu neuen Pflanzen auskeimen. Bei einer *Ulmus campestris* mit schnellem Schaftablauf sah ich *P. crispa* noch $^3/_4$ m im Umkreis des Baumes in lebhaftem Wachstum. Brand (1925) weist darauf hin, daß auch Tiere, wie Katzen, Marder, Eichhörnchen, Haselmäuse, Spechte, Meisen, Eidechsen und Insekten, die häufig an den Standorten verkehren, zur Verbreitung der Vermehrungszellen, die wegen ihrer Klebrigkeit den Tieren anhaften sollen, beitragen können.

Haben die Vermehrungszellen ein geeignetes Substrat und gute Wachstumsbedingungen gefunden, so keimen sie zu jungen Pflänzchen aus.

Die Akineten bilden nicht immer zunächst Aplanosporen, sondern wachsen in den meisten Fällen unmittelbar zu einem Faden aus, wie es bei der Keimung der Aplanosporen stets der Fall ist. Das Protoplasma wird durch eine neue Wand in zwei Teile getrennt. Diese Scheidewand entsteht simultan und steht mit der Innenschicht der Mutterzellmembran in fester Verbindung. Schon beim Zweizellenstadium beobachtete ich an den Keimlingen hin und wieder, wie die eine Zelle sich etwas verlängerte und sich mit einem kleinen verschleimenden Fortsatz (Rhizoid) an dem Substrat anheftete (Fig. 31 m, n). Die andere Zelle teilte sich lebhaft. Es kann hier demnach zur Ausbildung einer Polarität kommen, die aber später wieder verschwindet.

Die Entwicklung der Aplanosporen beginnt mit einer Größenzunahme, wobei sie ihre kugelige Form jedoch beibehalten; erst wenn sie etwa Akinetengröße erreicht haben, wachsen sie zu Fäden aus. Das so entstehende *Hormidium*-Stadium ist ausgezeichnet durch kurze, scheibenförmige, zylindrische Zellen, die denselben Zellinhalt wie die Vermehrungszellen aufweisen.

Wie bereits erwähnt, sind die Zellen dieser Fäden unter Umständen befähigt, Rhizoiden hervorzubringen. In meinen Kulturen fand ich nur an den Fußzellen junger Keimpflanzen kleine Zellfortsätze, die aber später wieder verschwanden. Auch in Kulturen auf stets feucht gehaltenem Substrat wuchsen keine Rhizoiden, wie schon Wildeman (1886) und Hansgirg (1888) berichteten. Dagegen ist eine Modifikation, eine f. *radicans* (siehe S. 16), bekannt, die sich durch besonders starke Rhizoidbildung auszeichnet. Außer an Herbarmaterial konnte ich diese Form auch in frischem Zustand untersuchen. Dabei ergab sich dann folgendes: Die Rhizoidbildung ist unabhängig von der Fadenbreite und Zellänge. Die Rhizoiden sind von der Mutterzelle nicht durch eine Wand getrennt, stellen also einfache Zellausstülpungen dar, die mit Protoplasma erfüllt sind. Es kann bisweilen ein Lappen des Chromatophors hineinreichen. Aber stets fehlt das Pyrenoid und vor allem der Kern. Nach Haberlandt (1887) soll der Kern durch seine seitliche Lage das Auswachsen an dieser Stelle bedingen. Im Gegenteil fand ich in Übereinstimmung mit Wille, daß die Rhizoiden sich auf der dem Kern abgewandten Seite gebildet hatten. Wie auch Børgesen (1924) bei seinen Beobachtungen am Standort sah, dienen die Rhizoiden als Haftorgane und nicht, wie Brand (1914) vermutete, zur Erhaltung der Art, die „bei Wiederkehr günstiger Verhältnisse durch Übergang in den vegetativen Zustand die abgestorbenen Fäden der Oberseite (des Lagers) zu ersetzen versprachen". Die meisten rhizoidbildenden Exemplare stammten von den skandinavischen Küstenstrichen, doch fand Brand auch im Binnenland vereinzelt solche Formen[1]). Nach meiner Ansicht scheint diese Modifikation feuchtere Standorte zu bevorzugen.

Die Bildung des *Schizogonium*-Stadiums beginnt mit einer Längsteilung der Fadenzellen; daneben treten gewöhnlich noch Querteilungen auf. Zunächst sind die Fäden zum Teil einzellreihig, teils aber schon zweizellreihig, wobei der Übergang vom Zellfaden zum Zellband meist sehr schroff erscheint (Fig. 31 p—r). Nach kurzer Zeit werden die noch fehlenden Längsteilungen nachgeholt und es bildet sich dann das typische zweizellreihige *Schizogonium*-Stadium (Fig. 31 t). Durch weitere Längsteilungen gehen die zweireihigen Bänder in drei-, vier- und sogar fünfreihige über. Beim dreizellreihigen Zellband fällt die verschiedene Größe der Zellen auf. Während die Zellen in der ungeteilten Reihe breit und kurz bleiben, sind sie in den

[1]) Mir lag eine Probe aus Vipperow (Mecklenburg) vor, die mir freundlicherweise von Herrn Dr. Beger überlassen wurde.

durch Teilung entstandenen beiden anderen Zellreihen schmäler und quadratisch (Fig. 31 t). Diese Zellgrößen gleichen sich durch nachträgliches Wachstum allmählich aus, und das dreizellreihige Band erscheint, als ob es durch seitliches Verkleben von drei Fäden des *Hormidium*-Stadiums entstanden sei. Aber bei allen untersuchten *Schizogonium*-Stadien konnte ich niemals ein seitliches Verwachsen feststellen. Alle bandförmigen Thalli entstehen durch Zellteilungen. Figur 5 zeigt einen vierzellreihigen Thallus, der eine Torsion erfährt, ohne dabei durch die auftretenden Spannungen auseinander zu reißen. Dieses Verhalten wäre nicht möglich, wenn die Fäden nur seitlich verklebt oder verwachsen wären. Auf derselben Figur erkennt man, daß ein Zerreißen des Thallus nur durch ein ungleiches Wachstum der einzelnen Zellreihen zustande kommt. Ist der Unterschied der Wachstumsintensität zwischen den Randzellen und Innenzellen gering, so führt dies nur zu einer schwachen Biegung des Bandes. Nimmt dagegen die Längendifferenz zwischen den Randzellen und den mittleren Zellreihen schon erheblich zu, so kommt es zu schraubenförmigen Drehungen und Wölbungen der Bänder.

Dieser Zustand kann als Übergang vom *Schizogonium*- zum *Prasiola*-Stadium angesehen werden, denn allmählich macht sich eine Umgruppierung der Zellen bemerkbar: Die Zellen ordnen sich in Vierergruppen an und die ausgesprochene Reihenlagerung verschwindet. Dies wird noch durch die zahlreich auftretenden, kreuzweisen Teilungen unterstützt, die zu einer Verkleinerung der Zellen führen: der Durchmesser der etwa quadratischen Zellen sinkt bis auf 1 μ. Hiermit hängt auch die sogenannte Areolierung oder Hofbildung im Thallus zusammen. Die Membran der Mutterzellen ist dicker und hebt sich daher deutlicher hervor als die jungen Zellwände, die bei den kreuzweisen Teilungen entstehen.

Das Wachstum findet nicht gleichmäßig auf der ganzen Fläche statt. Je größer die Fläche ist, um so größer ist auch die Differenz des Wachstums in ihren einzelnen Teilen. Hierdurch kommen eine starke Kräuselung und die charakteristische Blasenbildung der Zellfläche zustande, die der Art ihren Namen einbrachte. Die primären Blasen werden oft noch durch weitere Kräuselung in sekundäre Blasen zergliedert, so daß die Thalli dann laubblattartig erscheinen.

Neben der gewöhnlichen, stufenweisen Entwicklung von der Einzelzelle zur Zellfläche, beobachtete ich bei den Aplanosporen eine verkürzte Entwicklung. Von den ausgeschlüpften Aplanosporen hingen einige durch Schleim verklebt zusammen (Fig. 31 i), und in diesen trat nur kreuzweise Teilung auf, die ohne Ausbildung des Zellfadens oder Bandes direkt zur Zellfläche führte.

Nachdem ich die Zellflächen in der Kultur erhalten hatte, isolierte ich einige von ihnen auf sterilem Schwamm, der mit Artari-Nährlösung getränkt wurde. Es wurde nun weiter untersucht, ob Zellteilungen in der dritten Dimension des Raumes auftreten würden. Während einer Kulturdauer von annähernd vier Monaten fand ich jedoch keine Andeutung solcher Teilungen. Auch sonst habe ich niemals einen Anhalt dafür gefunden, daß *Prasiola* einen räumlichen Thallus bilden kann. Damit dürfte bewiesen sein, daß *Prasiola* von *Gayella*, die durch den körperlichen Thallus charakterisiert ist, scharf zu trennen ist, obwohl sonst viele gemeinsame Züge zwischen ihnen bestehen.

Durch Beobachtungen an den verschiedensten Standorten konnte ich die Kulturergebnisse bestätigen. So fand ich im Frühjahr Keimungsstadien, die bis zum Sommer zu langen Fäden auswuchsen und dichte Lager bildeten. Das Wachstum wurde während der heißen und trockenen Sommermonate unterbrochen oder zumindest stark verlangsamt. Im Spätsommer, wenn die Feuchtigkeit wieder zunahm, entwickelten sich die Fäden weiter und, sofern das Substrat genügend organische Nahrung bot, entstanden dann die Zellbänder des *Schizogonium*-Stadiums. Im Herbst schließlich entwickelte sich aus den Zellbändern das flächige *Prasiola*-Stadium, so daß nur noch wenige Fäden im Lager zu finden waren.

Wichtig ist nach meinen Beobachtungen für die Entwicklung der Zellbänder und Zellflächen immer das Vorhandensein von genügender Feuchtigkeit und die Zufuhr von organischer Nahrung (meist wohl in Form von Harnsäure). Dies zeigte sehr schön ein Vergleich zwischen einer *Ulmus campestris*, die als Straßenbaum fast täglich von Hunden beschmutzt wurde, und einer anderen, die in einer umzäunten Anlage stand. Beide Bäume zeigten am Fuße Besatz von *P. crispa*; aber nur auf dem verschmutzten Baum fand ich alle Entwicklungsstufen. Bei dem Parkbaum, der sogar noch künstlich bewässert wurde, ging die Entwicklung nur bis zum *Schizogonium*-Stadium. Daraus geht klar hervor, daß *P. crispa* in der freien Natur zu ihrer vollständigen Entwicklung auf organische Nahrung angewiesen ist.

Die Frage, ob nun alle *Hormidium*-Stadien in *Schizogonium*-Stadien übergehen, ist schwierig zu beantworten. Einige *Hormidium*-Stadien finden sich stets in *Prasiola*-Lagern. Außerdem scheinen die Fäden von einem gewissen Alter ab nur Querteilungen, nicht aber Längsteilungen ausführen zu können. Die Ansicht von Gay (1885), nach der die dünneren Fäden mehr zur Bildung von Zellbändern und -flächen neigen als die dickeren, die vorwiegend im *Hormidium*-

Stadium verharren, habe ich nicht bestätigen können. Brand fand, daß genau das Gegenteil der Fall ist. Auch dies dürfte nicht zutreffen, denn letzten Endes hängt die Zellgröße vom jeweiligen Ernährungszustand ab. Nach meinen Beobachtungen scheinen sowohl das *Schizogonium*- als auch das *Prasiola*-Stadium einen ausgesprochenen Ökotyp darzustellen.

C. Physiologie von Prasiola crispa nach Kulturversuchen.

Die Alge war bisher nur von Beijerink (1893) in Kultur genommen worden, aber genauere Angaben über das Medium fehlen in seinem Werke. Ich versuchte daher zunächst durch zahlreiche Versuche das geeignete Medium zu finden. Es wurden Rohkulturen auf dem natürlichen Substrat (Rinde und Erde) im dampfgesättigten Raum angesetzt. In diesen Rohkulturen wurde das Wachstum der Alge untersucht und die Begleitorganismen[1]) festgestellt. Um zu einer Reinkultur zu gelangen, wurden die gesammelten Algenlager zunächst in mit HCl angesäuertem Wasser aufgeschwemmt und eine halbe Stunde lang kräftig ausgewaschen; dann untersuchte ich die einzelnen Stadien mikroskopisch, um sie von noch anhaftenden Organismen mechanisch zu befreien. Durch die Säure war ein großer Teil der anhaftenden Bakterien verschwunden. Um jede Schädigung der Alge selbst durch HCl auszuschließen, wurden die Thalli mit sterilem Leitungswasser ausgespült und dann auf das sterile Substrat in einem dampfgesättigten Raum[2]) gebracht. Diese Behandlungsweise, die alle drei Tage durchgeführt wurde, führte nach etwa zwei bis drei Wochen zur artenreinen Kultur, die auch verhältnismäßig bakterienfrei war. Eine absolute Reinkultur konnte nicht hergestellt werden, denn die Kulturglocken ließen sich nicht sterilisieren. Das artreine Material diente als Vorstufe zu meinen absoluten Reinkulturen, die auf folgenden Substraten durchgeführt wurden: 1. Gips, Ton, Sand, Lehm, (Schwamm); 2. Agar-Agar. Diese Substrate, die an und für sich nur die reine Unterlage bieten, sollten auf Grund ihrer günstigen physikalischen Eigenschaften die Kultur fördern; sie wurden mit Abkochungen von Rinden und Erde versetzt, die nach folgenden Rezepten angefertigt waren:

1. Rindenabkochung: Lufttrockene Rinde im Mörser zerrieben, ein Teil Rinde mit drei Teilen destillierten Wassers versetzt

[1]) Als Begleitorganismen konnten bestimmt werden: *Porphyridium cruentum*, *Phormidium autumnale*, *Microcoleus vaginatus*, *Symploca muralis*, *Oscillatoria* spec., *Pinnularia borealis*, *Navicula* spec., *Stichococcus bacillaris*, *Hormidium nitens* u. a.

[2]) Es fanden große abgedichtete, mit feuchtem Filtrierpapier halb ausgeschlagene Glasglocken Verwendung, in denen das Substrat mit *P. crispa* frei aufgehängt wurde.

und $1^1/_2$ Stunden bei 100° C digeriert. Darauf filtriert und eventuell verdunstetes Filtrat auf die Ausgangsmenge durch Nachfüllen von destilliertem Wasser gebracht. Fertige Rindenabkochung zweimal sterilisiert. — Es wurden auf diese Art Abkochungen von Eiche, Birke, Robinie, Kastanie, Pappel, Kiefer und Rüster hergestellt.

2. Erdabkochung: 1 kg lufttrockene Gartenerde in 2 l Leitungswasser eingeweicht, zwei bis drei Tage stehengelassen und zwischendurch mehrmals umgeschüttelt, um möglichst viele Stoffe in Lösung zu bringen. Dann zwei Stunden gekocht, danach filtriert und zweimal sterilisiert. — 1 kg Gartenerde lieferte 800 ccm Erdabkochung, die, wenn etwas eingedampft, auf 800 ccm aufzufüllen war.

Mit diesen Abkochungen, von denen ich verschiedene Konzentrationsstufen herstellte (1 : 1, 1 : 2, 1 : 5, 1 : 10, 1 : 20, 1 : 50), tränkte ich die Kulturböden. Durch die Kapillarwirkung der einzelnen Böden versprach ich mir eine dauernde gute Nahrungszufuhr und vor allem genügend Feuchtigkeit. Die Kulturmedien wurden vor dem Versuch mehrmals sterilisiert und dann mit der Alge (alle drei Stadien, aber getrennt) aus der feuchten Kammer beschickt. Durch mehrmaliges Überimpfen wurden die Kulturen bald rein.

Die Kulturen entsprachen keineswegs den gehegten Erwartungen. Meist zerfielen die Thalli schon nach drei Wochen. Die Zellen wurden mit Reservestoffen erfüllt, der Chromatophor wurde verlagert (Kieferabkochung), die Zellen streckten sich (Eichen- und Pappelabkochung), auch eine Auflösung in Akineten, die jedoch nicht keimungsfähig waren, wurde beobachtet (auf Eichenabkochung). In den Gipskulturen wurden schon nach acht Tagen alle Thalli stark geschädigt; trotz der außerordentlich geringen Löslichkeit von $CaSO_4$ trat Giftwirkung auf. Gips war also als Substrat ungeeignet. Auch die Kulturen auf Ton, Sand und Lehm führten zu keinem befriedigenden Ergebnis, so daß zu Agarkulturen, die entsprechend mit den Abkochungen benetzt wurden, übergegangen wurde. Das Wachstum war hier im allgemeinen etwas besser, aber nach einiger Zeit traten dieselben Erscheinungen auf. Eine Ausnahme machte die Erdabkochung, die wachstumsfördernd wirkte. Nach acht bis zehn Tagen lagen die Fäden in lockiger Form dem Agar auf, und es traten Zellteilungen auf, aber nach sechs Wochen erschöpfte sich die Kultur. Durch zahlreiche Kulturversuche kam ich dann zu einem Erdabkochungsagar von folgender Zusammensetzung:

1000 Teile Agar,
175 Teile destilliertes Wasser,
75 Teile 0,05% KNO_3,
25 Teile Erdabkochung.

Da die Analyse der Erdabkochung, die mir freundlicherweise in der chemischen Abteilung der Preußischen Landesanstalt gemacht wurde, einen zu geringen Stickstoffgehalt (2,45 mg auf das Liter) aufwies, so fügte ich noch 75 Teile 0,05% KNO_3 hinzu. Außerdem wurde der Agar nicht, wie bei den vorhergehenden Versuchen, nur mit Erdabkochung getränkt, sondern es wurde der übliche Nähragar hergestellt. Verwendung fand bei diesen Kulturen nur 1% Agar, der sich für geeignet erwiesen hatte. Dieser Erdabkochungsagar förderte nun das Wachstum so, daß sämtliche drei Stadien in der schon geschilderten Weise entstanden. Wie im Schrifttum erwähnt wird, wirkt die Erdabkochung schädigend auf die Protococcalen ein. Daher entschloß ich mich, ohne Zwischenkultur unter der feuchten Glocke direkt *P. crispa* auf den Erdabkochungsagar nach der üblichen Reinigung zu übertragen. Die Kulturen zeigten kein Aufkommen von Protococcalen, jedoch trat *Hormidium flaccidum* auf. Aber nach mehrfachem Überimpfen kam ich auch hier, wenn auch durchschnittlich erst nach acht bis zehn Wochen, zur absoluten Reinkultur. Daneben stellte ich Rindenabkochungsagar (250 Teile Rindenabkochung auf 1000 Teile Agar) her, aber diese Kulturen zeitigten keine Erfolge.

Zum Schluß meiner Versuche mit festen Nährböden kam ich durch die an vielen Standorten beobachtete Nitrophilie zur Verwendung von Harn. Mit Harn, der mehrmals sterilisiert wurde, wurde der Nährboden in entsprechender Konzentration (1 : 1, 1 : 5 usw.) benetzt.

Die Sand- und Lehmkulturen zeigten in der Verdünnung 1 : 20 das beste Wachstum. Nach 14 Tagen traten Akineten auf, die sofort keimten, ja es kam sogar zur Bildung von *Schizogonium*-Stadien, die sich aber nicht weiter entwickelten. Die Kulturen machten einen üppigen Eindruck und waren von dunkelgrüner Farbe. Kleine *Prasiola*-Thalli erhielt ich dagegen auf Harnagar von folgender Zusammensetzung: auf 1000 Teile Agar 35 Teile Harn.

Hinzugefügt sei, daß oft auf neuen Harnagar übergeimpft werden mußte, um eine Erschöpfung an Nährstoffen zu vermeiden. Bei allen Kulturen mußte für hinreichende Feuchtigkeit gesorgt werden, denn bei einer Eintrocknung verschwand nach kurzer Zeit das Chlorophyll, und Öl wurde im Zellinnern gebildet.

Durch Beobachtungen von Schmid (1927) und durch eigene Versuche wurde ich angeregt, *P. crispa* in Flüssigkeitskultur zu nehmen, denn es hatte sich gezeigt, daß untergetauchte *Prasiola* im Leitungswasser weiter zu assimilieren vermag; sie blieb lebhaft grün und wuchs weiter. Dabei erfuhr das Wasser keine Trübung, und es

bildete sich keine Kahmhaut. Außerdem hatten für mich die Flüssigkeitskulturen eine erhöhte Bedeutung, denn durch sie wurde es mir ermöglicht, die zahlreichen physiologischen Versuche, die noch geschildert werden sollen, anzustellen.

Es mußte nun zunächst eine Nährlösung gefunden werden, in der *P. crispa* gut wuchs und weder Entartungs- oder Erschöpfungserscheinungen zeigte, noch die Bildung der drei Stadien gehindert wurde. Durch eine umfangreiche Reihe von Versuchen mit Nährlösungen nach Knop, Molisch, Klebs, Oehlmann, Benecke und Artari, die in ihren Konzentrationen abgestuft wurden, fand ich das beste Wachstum und die beste Entwicklung aller drei Stadien von *P. crispa* in der Artari-Nährlösung von folgender Zusammensetzung[1]):

1000 ccm Wasser

NH_4NO_3	2,50 g
$MgSO_4$	0,25 g
K_2HPO_4	1,00 g
$FeCl_3$	Spur!

Besonders wertvoll war, daß sich diese Nährlösung im Vergleich zu allen anderen erst nach etwa sechs Monaten erschöpfte. Wenn sie, die Ca-frei war, noch mit $CaCl_2$ versetzt wurde, wurden Wachstum und Entwicklungszyklus beschleunigt.

Um die *Prasiola* vor der Ausbildung von Akineten und Aplanosporen zu bewahren und sie somit zum rein vegetativen Wachstum anzuregen, brachte ich die Thalli in eine hohe, sterile Petrischale auf einen sterilen Badeschwamm, der mit einem Viertel seiner Höhe in eine Artari-Lösung eintauchte. Hier wuchsen sie weiter, ohne irgendwelche Entartung zu zeigen.

Einen wichtigen Wachstumsfaktor bildet, wie schon erwähnt, der Stickstoff, der in Form von NH_4NO_3 gegeben wurde. Bei N-Mangel oder in N-freien Kulturen traten Zellverlängerungen auf; der Chromatophor blieb im Wachstum zurück, es trat das sogenannte „Etiolement" aus N-Hunger auf. Letts (1913) stellte in der Trockensubstanz von *P. crispa* einen N-Gehalt von 8,94% fest, das ist, wie er schreibt, doppelt so hoch wie in gewöhnlichen Vegetabilien, höher als im Trockenkäse und fast so hoch wie im getrockneten Mist. Doch ist der N-Gehalt der Trockensubstanz großen Schwankungen (bis über 50%) unterworfen. Zur Untersuchung lag mir Material aus der Umgebung von Berlin vor, das sämtlich vom Fuße unbeschmutzter Bäume herstammte. Als N-Gehalt wurde 3,59% ermittelt. Das be-

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. 43 (1907), 177.

weist deutlich, daß der Standort letzten Endes für den N-Gehalt verantwortlich zu machen ist. Daß tatsächlich der Baum schuldig ist, bekundet folgende Tabelle von Raman und Bauer[1]) über die jährliche Periodizität des N-Gehaltes von Holzpflanzen (pro 1000 Teile Trockensubstanz):

Tabelle I.

	27. II.	18. V.	9. VII.	17. IX.	17. XI.
Ulmus campestris:					
Stamm	14,53	11,85	5,54	10,34	11,08
Wurzeln	16,55	18,62	7,92	8,98	12,22

	—	22. V.	9. VII.	17. IX.	17. XI.
Pinus silvestris:					
Stamm	—	9,42	9,41	12,18	11,77
Wurzeln	—	13,86	9,46	9,78	10,53

Über die Wirkung verschiedener Stickstoffverbindungen gibt die Tabelle II Auskunft.

Bevor auf die Tabelle näher eingegangen wird, sei bemerkt, daß Schimper, nur auf einige wenige Versuche gestützt, behauptete, daß sämtliche Algen im Dunkeln Chlorophyll zu bilden vermögen. Artari (1902) fand tatsächlich bei geeigneter Zufuhr von N auch im Dunkeln Chlorophyllbildung. Dies veranlaßte mich, das gleiche bei *P. crispa* zu versuchen. In der Tabelle II liegen nun die Ergebnisse der Kulturen vor, die dem regelmäßigen Tag- und Nachtwechsel (a) und die völlig der Dunkelheit (b) unterworfen waren. Auch organische N-Verbindungen, wie Pepton, Glykokoll und Harnstoff, wurden benutzt. Die N-Verbindungen wurden der Stammlösung (Artari) zugesetzt. Wie aus der Tabelle II ersichtlich, ist die Chlorophyllbildung besonders gut im Licht bei $(NH_4)_3PO_4$, während bei Dunkelheit die organischen N-Verbindungen besser wirken. Am besten geeignet ist Harnstoff, in dem die Kultur b, während die Kultur a schon erschöpft ist, lebhaft weiterwächst und sogar Vermehrungsstadien zeigt. *P. crispa* ist somit befähigt zur Bildung von Eiweißstoffen bei Ausschluß des Lichtes, was auf Mixotrophie der Alge hindeutet.

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. 50 (1912), 67.

Tabelle II.

N-Verbindungen (Nährwerte).

a) = Tag- und Nachtwechsel. b) = Dunkelkulturen.

		Artari-Nährlösung + Zusatz 0,025 % von:									
		3 Tage pH	1 Woche pH	2 Wochen pH	4 Wochen pH	6 Wochen pH	8 Wochen pH	10 Wochen pH	12 Wochen pH	14 Wochen pH	16 Wochen pH
NH_4NO_3 . .	a)	7,0 zn	7,3 zg	7,4 md	7,5 a	7,7	7,9 zi	8,0	—	—	—
	b)	7,0 zg	7,2 zi	7,3 e	7,5 —	—	—	—	—	—	—
NH_4Cl . . .	a)	7,0 zn	7,5 zn	7,7 A_{k+p}	7,8 K	8,0 S_3	8,1	8,3	8,5	8,5	nach 5 Monaten erschöpft!
	b)	7,0 zn	7,1 zn	7,2 zg	7,4 a	7,7 e	7,5	—	—	—	—
$(NH_4)_2SO_4$.	a)	7,1 zg	7,8 mb	7,9 ig	8,0 e	8,0	—	—	—	—	—
	b)	7,1 zg	7,2 e	7,3 e	7,4 —	—	—	—	—	—	—
$(NH_4)_3PO_4$.	a)	7,2 zn	8,0	8,2 A_{k+p}	8,4	8,5 KH	8,5 S_4	8,5 P	8,5 P	8,5	Versuch abgebrochen!
	b)	7,2 zn	7,5	7,7 zn	7,8 zg	8,2 a	8,3 a	8,4 a	8,5 a	8,5	Kultur erschöpft!
KNO_3 . . .	a)	7,0 Gb	7,6 zg	7,9 zi	8,2 zi	8,4 zi	8,5 —	—	—	—	—
	b)	7,0 zg	7,5 zi	7,9 md	8,1 Gs	8,2 —	—	—	—	—	—
KNO_2 . . .	a)	7,1 zn	7,9 zn	8,1 A_{k+p}	8,3 a	8,4 a	8,5 e	8,5 e	8,5 —	—	—
	b)	7,1 zn	7,6 a	7,7 md	7,9 zg	8,1 Kultur erschöpft!					
Pepton . .	a)	7,4 zn	8,2 a	8,5 md	8,5 zi	8,5 —	—	—	—	—	—
	b)	7,4 zn	8,0 zg	8,5 A_{k+p}	8,5 zg	8,5 a	8,5 e	8,5	—	—	—
Glykokol .	a)	7,1 zn	7,9 md	8,1 e	8,3 e	8,5 Kultur weiß geworden!					
	b)	7,1 zn	8,0 zn	8,2 zn	8,4 zn	8,5	8,5 a	8,5	8,5	8,5	8,5
Harnstoff .	a)	7,1 zn	8,0 A_{k+p}	8,2 KH	8,4 S_3	8,6	8,7 md	8,8 zi	8,5 Kultur erschöpft!		
	b)	7,1 zn	8,1 A_{k+p}	8,3 KH	8,4 S_3	8,5	8,7 P	8,8 zn	8,7	8,6	Kultur abgebrochen!

Zeichenerklärung:

A_k = Akineten	S = *Schizogonium*-Stadium	ig = Zellinhalt geklumpt	Gb = Giftwirkung beginnt
A_p = Aplanosporen	(Zahlen geben Zellreihen an!)	ik = Zellinhalt gekörnelt	Gv = Giftwirkung verstärkt
K = Keimung	zn = Zellen normal	ip = Zellinhalt plasmolysiert	Gs = Giftwirkung stark
H = *Hormidium*-Stadium	zg = Zellen gestreckt	mb = Membran verbogen	a = Kultur altert
P = *Prasiola*-Stadium	zi = Zellen inhaltslos	md = Membran verdickt	e = Kultur entartet

Zur vollständigen Klarstellung dieser Frage führte ich Untersuchungen über die Nährwerte einiger C-Verbindungen durch, deren Ergebnisse kurz in der Tabelle III zusammengefaßt sind.

Die Tabelle III gibt die Reihenfolge nach der Wirkung an. Die günstigste Konzentration der Zusätze, die wieder zur Stammlösung erfolgten, betrug 0,5%. Das beste Wachstum erzielte ich durch Glukose, wobei Vermehrungszellen (Akineten) entstanden, die durch Keimung sofort zu Fäden und Bändern wurden. Das gleiche zeigten auch Saccharose und Mannit, doch erschöpften sich die Kulturen früher. Die drei letzten Zuckerarten, Arabinose, Laktose und Maltose, führten zu schnellem Altern, meist unter Abkugelung der Zellen, und Verdickung der Zellmembran. Diese Kulturen, die zur Verhinderung der CO_2-Assimilation im Dunkeln angesetzt wurden, zeigten, daß die Alge befähigt ist, mit günstigen organischen Verbindungen ihren Bau- und Betriebsstoffwechsel zu unterhalten.

Als vielleicht wichtigster Wachstumsfaktor (Tabelle IV) ist die Wasserstoffionenkonzentration anzusehen. Molisch (1896) schreibt: „Die Algen benötigen in der Regel eine ganz schwache alkalische Reaktion der Nährlösung, saure Reaktion hemmt die Entwicklung oder tötet die Algen." Untersuchungen von Ulehla (1923) und Wehrle (1927) haben gezeigt, daß die Konzentration des Zellsaftes einer Pflanzenzelle zu der Ionenkonzentration des Substrates immer in einem bestimmten Verhältnis steht, das nicht gestört werden darf, daß jede Pflanze für ihr gedeihliches Fortkommen einen bestimmten pH-Bereich nötig hat. Diesen pH-Bereich versuchte ich, bevor ich zu weiteren Kulturen überging, auch für *P. crispa* zu ermitteln (vgl. die Tabelle IV).

Zu dem Zweck benutzte ich die Artari-Stammlösung, die im normalen Zustand einen pH-Wert von 7,2 hatte. Durch n 100 HCl und n/100 Na_2CO_3 stellte ich die übrigen pH-Stufen von 3,1, 4,1, 4,9, 6,3, 8,1, und 9,4 her. Die einzelnen Stufen wurden nun mit den verschiedenen Stadien von *P. crispa* beschickt. Die Zellen in der Stufe 3,1 zeigten Plasmolyse (Fig. 32 a—c), während die Zellen bei pH 4,1 und 4,9 sich mit Reservestoffen anfüllten, inhaltlos wurden und schließlich abstarben. Dabei war allgemein ein Ansteigen des pH-Wertes, also ein Alkalischerwerden, festzustellen. Anders schon war es bei pH 6,3; hier sprang das pH innerhalb von etwa zwei Wochen auf 7,2, und nun setzte das Wachstum ein, das bei den Fäden Längsteilungen (*Schizogonium*-Stadium) zeitigte. Nach acht Wochen wurden Akineten gebildet, die auch sofort keimten (Aplanosporen) und weiter zu Fäden und Bändern heranwuchsen. Zellflächen konnte ich keine finden, dafür wurden sie aber in den beiden folgenden

Tabelle III.

C-Verbindungen (Nährwerte).

	ph	Artari-Nährlösung + Zusatz 0,5 % von: 3 Tage pH	1 Woche pH	2 Wochen pH	3 Wochen pH	4 Wochen pH	5 Wochen pH	6 Wochen pH	7 Wochen pH	8 Wochen pH	9 Wochen pH
Glukose . .	7,4	7,5 Ak	7,8 K	8,1 S	8,3 S	8,5	8,5	8,5 a	8,5 a	8,5 a	8,5
Saccharose .	7,4	7,5 zn	7,6 A_k	7,8 K	7,9 HS	8,1 S	8,5 a	8,5 a	8,5	—	—
Mannit . . .	7,3	7,4 zn	7,5 A_k	7,6 K	7,8 H	8,1 S	8,3 zg	8,4 a	8,4 a	8,4	—
Arabinose . .	7,5	7,6 zn	7,8 zg	7,9 a	8,3 a	8,3 a	8,3 a	8,3 —	—	—	—
Laktose . .	7,4	7,5 zn	7,7 md	8,1 mb	8,2 a	8,2 —	—	—	—	—	—
Maltose . . .	7,4	7,5 zn	7,9 a	8,1 a	8,1 —	—	—	—	—	—	—

Tabelle IV.

Reaktion der Nährlösung.

	ph	Artari-Nährlösung mit n/100 HCl und n/100 Na_2CO_3 versetzt: Nach 2 Tagen pH	2 Wochen pH	4 Wochen pH	6 Wochen pH	8 Wochen pH	12 Wochen pH	16 Wochen pH	20 Wochen pH	24 Wochen pH
1.	3,1	3,1 ip	5,8	—	—	—	—	—	—	—
2.	4,1	4,1 zi	5,9 zi	6,1	6,3	—	—	—	—	—
3.	4,9	4,9 zn	6,4	6,5	6,9	7,1 zi	7,4 zi	7,5	7,7	—
4.	6,3	6,3 zn	7,2 zn	7,2 zn	7,4 zn	7,6 A_k	7,8 KH	7,9 S	7,9	}
5.	7,2	7,2 zn	7,9 A_{k+p}	8,1 KH	8,2 S	8,3 S	8,4 P	8,5 P	8,5	} Kulturen erschöpft!
6.	8,1	8,1 zn	8,2 A_{k+p}	8,2 KH	8,3 S	8,4 P	8,5 P	8,5 P	8,5	}
7.	9,4	9,4 zn	9,4 A_{k+p}	9,0 KH	8,7 amb S	8,6 zi	8,5 zi	8,5	—	—

pH-Stufen 7,2 und 8,1 beobachtet. Hier traten schon nach zwei Wochen Akineten und Aplanosporen auf, die sofort keimten und nach sechs bis acht Wochen zu Bändern, nach 12 bis 16 Wochen zu Flächenthalli heranwuchsen. Bei diesen Kulturen stieg der pH-Wert auf 8,5 und schwankte nur wenig; er scheint der Endwert im optimalen Wachstumsbereich zu sein.

Anfangs stieg übrigens der pH-Wert schneller an, in zwei Wochen von 7,2 auf 7,9, dann verlangsamte sich das Wachstum und damit

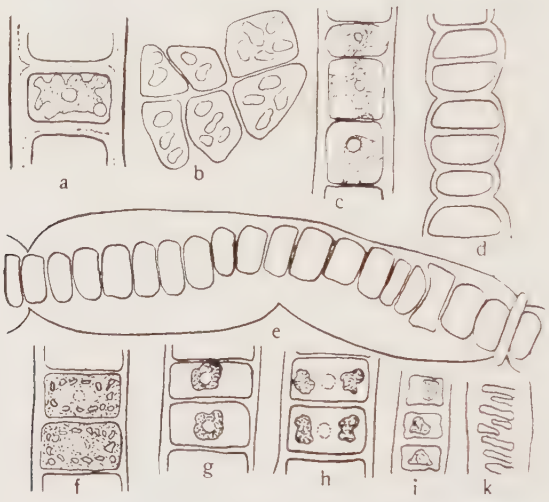


Fig. 32. *Prasiola crispa* (Orig.).
a = Faden, schematisch, unplasmolysiert (1000 ×); b = bei Plasmolyse durch KNO_3, in den Zellen treten Flecken auf, die von den umgebogenen Lappen des Chromatophors stammen. Flächenstück (1200 ×); c = nach beendeter Plasmolyse, Chromatophor liegt kreuzartig in der Zelle (650 ×); d = Zellfaden in 0,25% NaCl, Membran verquollen (665 ×); e = Faden in 0,75% NaCl (665 ×); f = Faden mit beginnender Cu-Giftwirkung, Chromatophor zerfällt in kleinere Körnchen (665 ×); g = Faden mit verstärkter Giftwirkung, Chromatophor liegt in Zellmitte zusammengeballt (665 ×); h = desgleichen, aber Chromatophor in der Mitte in zwei Teile zerlegt (665 ×); i = Faden in 0,25% NaCl, Wirkung auf den Zellinhalt (330 ×); k = Faden in 0,25% NaCl, alternd (330 ×).

auch das Ansteigen des Wertes. Daraus glaube ich schließen zu dürfen, daß es die Stoffwechselprodukte sind, die diese pH-Schwankung bedingen.

In der letzten Kultur schließlich traten mit dem pH-Wert 9,4 nur Teilungen in den Fäden auf, die zu zweizellreihigen Bändern führten, die aber schon nach sechs Wochen Alterungserscheinungen zeigten; nach 16 Wochen war die Kultur zu 60% abgestorben. Wachstum hatte nur anfänglich stattgefunden. Bei zunehmendem Absterben wurde die Kultur saurer, bis auch sie schließlich den

pH-Wert 8,5 erreichte. Es ergibt sich also, daß der Wachstumsbereich von *P. crispa* die pH-Werte von 6,3 bis 9,4 umfaßt. Das beste Wachstum ergab sich bei einem pH von 7,2 bis 8,5; hier wurde der gesamte Entwicklungszyklus durchlaufen. In allen Kulturen konnte ich immer wieder feststellen, daß die Alge bestrebt war, den optimalen Wachstumsbereich herzustellen. Wie wir von Ulehla (1923) wissen, sind die Algen befähigt, innerhalb gewisser Grenzen das pH zweckmäßig zu verändern. Es sind neben Stoffwechselprodukten pH-Regulatoren in den Algen vorhanden. Hierzu rechnen die Inkrustationen von Karbonaten in der Membran und vor allem die Membran selbst, die, wie später noch gezeigt werden wird, chemisch höchst aktiv ist und sicherlich den Hauptanteil an der pH-Regelung nimmt.

Geringe Schwankungen des pH-Wertes genügten, um die Permeabilität und das Wachstum der Membran zu verändern. Die Störungen pflanzten sich in der Zelle fort und führten meist zu nicht unerheblichen Schädigungen der gesamten Zelle.

Die pH-Messungen wurden mit der Indikatorenmethode durchgeführt:

	Indikatoren	Meßbereich pH
1.	Bromphenolblau	2,8—4,6
2.	Bromkresolgrün	3,8—5,4
3.	Methylrot	4,4—6,3
4.	Bromkresolpurpur	5,1—6,7
5.	Bromthymolblau	6,0—7,6
6.	Phenolrot	6,7—8,4
7.	Kresolrot	7,1—8,8
8.	Thymolblau	8,0—9,6

Aus den Zahlen geht hervor, daß sich die einzelnen Indikatoren überschneiden. Daher ist bei der Benutzung der Tödtschen Farbentafel[1]) ein schnelles und sicheres Ablesen des zugehörigen pH-Wertes möglich. Die Methode kann als schnell und ausreichend genau für botanische Zwecke bestens empfohlen werden.

Spezielle Einwirkung verschiedener chemischer Stoffe.

Nachdem eine geeignete Nährlösung (Artari) gefunden worden war, konnte ich Versuche über die speziellen Einwirkungen verschiedener chemischer Stoffe auf die Alge durchführen.

[1]) Die „Tüpfelmethode" nach Tödt wurde von Kolkwitz auf der Java-Reise (1932) mit gutem Erfolg angewendet und damit meines Wissens in die Biologie eingeführt.

Tabelle V.

Alkalien.

Die verschiedenen Salze wurden in verschiedener Konzentration der Nährlösung zugesetzt. Die Versuche wurden in einem Kulturraum von 16° C Temperatur am Nordfenster durchgeführt. Es fanden nur absolute Reinkulturen Verwendung. Um speziell die verschiedenen Wirkungen der einzelnen Kationen zu überprüfen, wurde die Anionwirkung weitgehendst unterdrückt, indem nur die Salze der HCl in die Versuche eingesetzt wurden.

Konz. %	1 Woche pH	2 Wochen pH	4 Wochen pH	6 Wochen pH	8 Wochen pH	10 Wochen pH	12 Wochen pH	14 Wochen pH	16 Wochen pH	18 Wochen pH	20 Wochen pH
					Artari-Nährlösung + KCl:						
0,01	6,8 zn	6,9	.	7,3 A_k	.	7,5 H	.	a	7,6 Gv	Gs	7,5
0,1	6,5 zn	6,6	.	6,9	Gb	7,1 Gv	6,9 Gs	6,8	—	—	—
0,5	6,3	6,4	Gb	6,5 Gv	6,4 Gs	6,3	—	—	—	—	—
					Artari-Nährlösung + NaCl:						
0,01	6,8 a	7,4 a	7,5 Gb	7,5 Gb	7,6 Gv	7,5 Gs	7,4		—	—	—
0,1	6,7 a	6,8 e	6,8 Gv	6,9 Gs	6,8 Gs	6,8			—	—	—
0,5	6,7 a	6,8 e	6,8 md	6,9 Gs	6,8	—			—	—	—
1,0	6,7 Gs	6,7	—	—	—	—				—	—
					Artari-Nährlösung + LiCl:						
0,01	6,9 zn	7,1	Gb	7,3 Gv	7,3 Gs	7,1	—	—	—	—	—
0,1	6,6 a	6,8 md	6,8 ik	6,7	—	—					
0,5	6,3 a	6,7 ik	6,7	—	—	—					
1,0	5,9 ik	5,9									—

Bei der Einwirkung neutral reagierender Salze auf die lebende Zelle hat man zu unterscheiden: 1. die Nährwirkung, 2. die kolloidchemische Wirkung auf das lebende Protoplasma und die Zellwand. Bei der letzten handelt es sich um Chemomorphosen, d. h. Giftwirkungen, die schädigend die Zelle und den Thallus beeinflussen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen sind in der Tabelle V zusammengefaßt.

Wie sich aus der Tabelle V ergibt, dringt Alkali schnell in das Plasma ein und wirkt mehr oder weniger giftig. Li steht an erster Stelle; 0,01% führt nach sechs Wochen Kultur zur Deformation des Chromatophors. Die Chlorophyllkörner lösen sich, der ganze Zellinhalt wird hellgrün und stirbt schließlich ab. Dabei tritt Membranverdickung auf, verbunden mit einer Verminderung der Viskosität; an den Quersepten bricht die Membran infolge der großen Spannungen, die in der Zelle auftreten. An zweiter Stelle folgt Na, das ebenso wie Li, wie schon L o e w angibt und ich bestätigen konnte, K nicht ersetzen kann.

Das Eindringen von NaCl namentlich in Zellen bei höherer Konzentration (3%) bewirkte Plasmolyse. Die Chlorophyllkörner blieben in ihrer Form erhalten und lösten sich von der Wand los. Bei schneller Konzentrationszunahme verfärbte sich das Chlorophyll gelb bis braun, doch wurde die Farbe allmählich wieder normal. Daneben fand eine Desorganisation des Protoplasmas statt, die sich besonders durch Verflüssigung des Zellinhaltes bemerkbar machte. Einher ging damit noch eine enorme Membranverdickung (Fig. 32 d, e). Die Zellen, die sich oft streckten, selten verbreiterten, „schlotterten" gleichsam zwischen der stark gequollenen Membran hin und her. Diese Quellungserscheinungen gingen anfangs mit der Steigerung der Konzentration parallel, bis die Membranen den Höhepunkt ihrer Quellungsfähigkeit erreicht hatten.

Als letztes Glied der Alkaligruppe folgte K, das durch ähnliche Wirkungen zur Sistierung des Lebens führte. Zusammenfassend ließ sich von den Alkalien folgende Wirkungsreihe aufstellen: K < Na < Li.

An die Untersuchungen der Alkaligruppe schloß ich die der Erdalkalien an, deren Hauptversuche in der Tabelle VI niedergelegt sind. Aus den angegebenen Werten ergibt sich die Wirkungsreihe: Ca < Sr < Ba < Mg.

Bei Mg (0,025%) machte sich nach einer Woche die schädliche Wirkung auf die Zelle bemerkbar: Der Zellinhalt ballte sich zusammen. Die Thalli lagen in seltsam geschwungenen Formen, die offenbar durch Membranspannungen hervorgerufen wurden. Die

Tabelle VI.

Erdalkalien.

Konz. %	3 Tage pH	1 Woche pH	2 Wochen pH	4 Wochen pH	6 Wochen pH	8 Wochen pH	10 Wochen pH	12 Wochen pH	14 Wochen pH	16 Wochen pH
				Artari-Nährlösung + $CaCl_2$:						
0,025	6,4 zn	6,7 A_{k+p}	6,9 KH	7,1 S	7,2 S	7,5 P	7,7 P	8,0 P	8,0 P	8,1
0,5	6,2 zn	6,6 A_{k+p}	6,9 K	7,0 S	7,1 S	7,5 P	7,9 P	—	—	—
1,0	6,1 zn	6,5	6,8 A_k	7,1 A_p	7,2 H	7,4 Kultur erschöpft!				
1,5	6,0 zn	6,5	6,9 A_k	7,0 a	7,2 zi	7,3 Gb	7,5	—	—	—
2,0	5,9 zn	6,4	6,9 a	7,0 e	7,1 ig	7,4	—	—	—	—
3,0	5,7 mb	6,0 md	6,2 a	6,3 ik	6,3	—	—	—	—	—
4,0	5,6 a	5,9 e	6,1 ig	6,2	—	—	—	—	—	—
5,0	5,4 e	5,8 ig	6,1	—	—	—	—	—	—	—
				Artari-Nährlösung + $SrCl_2$:						
0,025	6,5	6,6 zg	6,7 zi	6,8 md	6,9 e	6,9 Kultur tot!				
0,5	6,4	6,5 e	6,6 ig	6,8 md	6,8 ik	6,9	—	—	—	—
1,0	6,2	6,3 e	6,4 ik	6,4	—	—	—	—	—	—
1,5	6,0 Gb	6,2 Gv	6,3 Gs	6,4	—	—	—	—	—	—
2,0	5,9 md	6,1 ik	6,3 zi	6,2	—	—	—	—	—	—
3,0	5,8 ik	5,9	—	—	—	—	—	—	—	—
				Artari-Nährlösung + $BaCl_2$:						
0,025	6,3 mb	6,4 zi	6,5	6,5	6,3 Kultur tot!					
0,5	6,2 ig	6,3 e	6,4 e	6,2	—	—	—	—	—	—
1,0	6,1 ik	6,2 e	6,0	—	—	—	—	—	—	—
1,5	5,9 md	6,0 e	5,8	—	—	—	—	—	—	—
2,0	5,7 Gs	5,4	—	—	—	—	—	—	—	—
3,0	5,5 Gs	5,3	—	—	—	—	—	—	—	—
				Artari-Nährlösung + $MgCl_2$:						
0,025	6,7 a	6,8 Gb	6,9 zi	6,7 Kultur tot!						
0,5	6,6 a	6,7 Gb	6,8 zi	6,5	—	—	—	—	—	—
1,0	6,4 Gb	6,4 Gs	6,3	—	—	—	—	—	—	—
1,5	6,2 Gv	6,0	—	—	—	—	—	—	—	—

Zellen waren meist ellipsoidisch geformt, der Chromatophor wurde stark geschädigt und glitt zur Seite, der gesamte Zellinhalt war gekörnelt. Diese Körper wurden von Loew und Bokorny (1891) unter der Form der „Proteosomen" beschrieben. Dasselbe fand ich bei Ba. Hier war der ganze Zellinhalt auch gekörnelt; das Pyrenoid lag als lichtbrechender Körper seitlich in der Zelle, von den Resten des Chromatophors umgeben. Nach Loew (1893) verwandeln die Ba-Salze die zur Assimilation bei der Eiweißbildung nötigen Sulfate in unlösliches Ba-Sulfat und entziehen so die normalen Nährstoffe den Zellen. Das gleiche Bild bot sich auch bei Sr, nur in etwas abgeschwächter Form. Die schädigende Wirkung war hier langsamer; der Chromatophor entfärbte sich und schrumpfte; er nahm dabei Hantelform an, bis er schließlich abstarb.

Den Abschluß der Reihe bildet das Ca. Das Ca hat eine Ausnahmestellung und die Rolle eines mehr ausgleichenden Agens. Obgleich es dem Sr und Ba chemisch sehr ähnlich ist, kann es nicht durch diese ersetzt werden. Ich fand, daß ein Ca-Zusatz von 0,025% zur Ca-freien Artari-Nährlösung außerordentlich begünstigend auf Wachstum und Teilungen einwirkt. Waren bei Mg-, Ba- und Sr-Salzen nur wenig Teilungen aufgetreten, bei denen oft die Zwischenwände fehlten, so trat in den Kulturen mit Ca-Zusatz eine Wachstumssteigerung auf. In diesen Kulturen konnte die gesamte Entwicklung von der Akinete bis zum *Prasiola*-Stadium verfolgt werden, was beweist, daß *P. crispa* mit zu den Ca-bedürftigen Algen gerechnet werden muß. Durch Zusatz von 0,001% Oxalsäure, wodurch Ca ausgefällt wird, erfolgte nach vier Tagen der Tod. Da bei den Kontrollkulturen ohne Oxalsäure keine schädliche Wirkung zu beobachten war, mußte der Kalkentzug die Todesursache gewesen sein.

Danach beschäftigte ich mich mit der antagonistischen Wirkung der Erdalkalien in Anlehnung an die Versuche von Prianischnikow (1923) und Kaho (1925) an anderen Algen. Es wurde zur Artari-Lösung 0,05% Na_2CO_3 zugesetzt, das nach acht Tagen die Kultur abtötete. Gleichzeitig wurden die Erdalkalien als Antagonisten den Versuchskulturen beigefügt. Bei $CaCl_2$ bemerkte ich die günstigste Wirkung bei 0,025%, während bei steigender Konzentration 0,05% die antagonistische Wirkung nicht mehr so ausgeprägt war. Ferner zeigt die Tabelle VII, daß die antagonistische Wirkung umgekehrt proportional dem Eindringen in die Zelle ist, also Mg < Ba < Sr < Ca.

In der Tabelle VII sind auch die Versuche mit gleichem Kation (Ca), aber mit verschiedenen Anionen zusammengefaßt. Die Konzentration dieser Zusätze erhielt ich auf Grund zahlreicher

Tabelle VII.

Antagonistische Wirkung der Erdalkalien.

	Artari-Nährlösung + 0,05 % Na_2CO_3 + Antagonist											
	8 Tage	9 Tage	10 Tage	11 Tage	12 Tage	13 Tage	14 Tage	16 Tage	18 Tage	20 Tage	22 Tage	25 Tage
a) Kationen:												
Ohne Antagonist .	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$MgCl_2$ 0,025 % . .	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—
$BaCl_2$ 0,025 % . .	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—
$SrCl_2$ 0,025 % . .	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—
$CaCl_2$ 0,025 % . .	.	.	.	.	.	.	.	Gb	Gb	Gv	.	Gs
0,05 % . . .	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	.	Gs	—	—
Mg < Ba < Sr < Ca												
b) Anionen (vom Ca):												
CaJ_2 0,005 % . . .	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—
$CaBr_2$ 0,005 % . .	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—
Ca-Azetat 0,01 % .	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—
$CaNO_3$ 0,01 % . .	.	.	.	.	.	.	Gb	Gb	Gv	Gs	—	—
$CaCl_2$ 0,025 % . .	.	.	.	.	.	.	.	Gb	Gb	Gv	.	Gs
J, Br < $C_2H_3O_2$ < NO_3 < Cl												

Vorversuche. Es wurde folgende Wirkungsreihe aufgestellt: J, Br $<C_2H_3O_2<NO_3<$ Cl.

Den Abschluß meiner Untersuchungen über die Kationenwirkung bildeten die wichtigsten Schwermetalle, von denen ich nach Möglichkeit wieder Chloride untersuchte, um dadurch die Anionenwirkung möglichst auf ein Minimum herabzusetzen.

K a h o (1921) berichtet, daß bei den Schwermetallen gleicher Wertigkeit eine ungleiche Giftigkeit auftritt, was auf verschiedene Kolloidaktivität schließen läßt. Nach den Versuchen an *P. crispa* zu urteilen, ist die Wirkungsweise der Schwermetalle jedoch nicht sehr unterschiedlich, wohl aber ist die Latenzzeit verschieden, so daß man leicht folgende Wirkungsreihe für die Schwermetalle aufstellen kann: Hg, Cu > Ag > Pb, Co > Fe > Mn > Al. Die Giftigkeit der Schwermetalle beruht auf irreversiblen Flockungen. Der Zellinhalt granulierte oder klumpte sich zusammen, dabei glitt das lichtbrechende Pyrenoid mit den Chromatophorresten zur Seite; die Zellmembran wurde kaum verändert. Die schnellste und stärkste Wirkung entfalteten die Hg- und Cu-Salze (Tabelle VIII). Es wurde nur eine Konzentration von 0,00001% 14 Tage lang ertragen, wobei zu bemerken ist, daß Cu in einer Konzentration von 0,000001% sogar zu Längsteilungen in den Fäden anregte.

Der Vollständigkeit halber seien auch die Vorversuche mit Cu kurz erwähnt. Ich brachte auf Nährlösungsagar eine Kupfermünze und beschickte nun die Petrischalenkultur mit *P. crispa*. Nach etwa fünf Wochen starben plötzlich die Thalli ab, während die Kontrollkultur ohne Cu noch gutes Wachstum zeigte.

Weniger schädigend als Cu machten sich Ag, Pb und Co bemerkbar. Beim Co traten bei beginnender Giftwirkung Akineten auf, die sich aber nicht weiter entwickelten. Das Fe, das sich anschließt, konnte bei geringer Konzentration von 0,001% sogar einen Wachstumsreiz auslösen, in dem Akineten ausgebildet wurden. Auskeimen zu kleinen kurzen Fäden konnte beobachtet werden. Ähnliches trat bei Mn auf, wo die Zellwände meist noch schwach gebogen waren. Beim Al wurde zwar das Wachstum bei 0,1% und 0,5% etwas verlangsamt, aber bei 0,05% wirkte es als Wachstumsreiz. Es fanden sich Akineten in den Kulturen, die sogar zu Fäden auskeimten, durch deren Längsteilung sich wieder zweizellreihige Schizogonien bildeten; die Aplanosporenbildung unterblieb.

Fassen wir die Ergebnisse der Kationenwirkungen der Alkalien, Erdalkalien und Schwermetalle zusammen, so erhalten wir folgende Wirkungsreihe: Hg, Cu > Ag > Pb, Co > Fe > Mn > Al > Mg > Ba > Sr > Ca > Li > Na > K. Die Giftigkeitsunterschiede sehen wir schon

Tabelle VIII.

Kationenwirkung.

	Artari-Nährlösung + Zusatz von:													
	1 Tag	2 Tage	3 Tage	4 Tage	5 Tage	6 Tage	7 Tage	8 Tage	9 Tage	10 Tage	11 Tage	12 Tage	13 Tage	14 Tage
$HgCl$:														
0,001 % . . .	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,0001 % . .	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—
0,00001 % . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a
$CuCl_2$:														
0,001 % . . .	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,0001 % . .	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—
0,00001 % . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a
$AgNO_3$:														
0,0015 % . .	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,00015 % . .	.	.	.	Gb	.	Gv	.	Gs	—	—	—	—	—	—
0,000015 % .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
$Pb(NO_3)_2$:														
0,01 % . . .	.	.	.	.	.	Gb	.	Gv	Gs	—	—	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—
0,0001 % . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
$CoNO_3$:														
0,01 % . . .	.	.	.	.	Gb	.	Gv	.	Gs	—	—	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	.	Gs	—	—	—	—
0,0001 % . .	.	.	.	.	.	.	.	.	a	.	.	a	—	—
$FeCl_3$:														
0,1 %	.	.	.	.	.	.	Gb	.	Gv	Gs	—	—	—	—
0,01 % . . .	.	.	.	.	.	.	Gb	.	Gv	.	Gs	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	Ak	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$MnCl_2$:														
1,0 %	.	.	.	.	.	.	Gb	.	Gv	.	.	Gs	—	—
0,1 %	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Gb
0,01 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a
$Al_2(SO_4)_3$:														
0,1 %	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Gb
0,5 %	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a	a
0,05 % . . .	.	.	.	.	Ak	.	H	S	—	—	—	—	—	—

aus den Grenzkonzentrationen der einzelnen Kationen. Bei den Metallen, beginnend mit Hg, Cu und endend mit Al, steigt die Grenzkonzentration von 0,00001% bis 0,05% (Tabelle VIII) an, die bis 14 Tage lang erträglich ist. Die Erdalkalien (Mg bis Ca) stellen mit ihren Konzentrationen von 0,025 bis 0,5% die Verbindungen her und werden schon bis zu 12 Wochen vertragen. Den Schluß bildet die Alkaligruppe, in der die Grenzkonzentration den Wert 0,014 bis 0,75% erreicht und wo bis zu 18 Wochen das Wachstum ohne jede Schädigung unterhalten wird.

Um die Einwirkung der wichtigsten Anionen auf das Wachstum zu untersuchen, benutzte ich als Kation das Na. Die Ergebnisse sind in der Tabelle IX zusammengestellt (siehe S. 92/3). Die Anionen wirken peptisierend, quellend auf das Plasma, was eine Erhöhung der Permeabilität zur Folge hat. Die Wirkung geschah in folgender Reihenfolge: $CN > Cr_2O_7 > J$, $Br > CO_3 > C_2H_3O_2 > NO_3 > Cl > SO_4 > H_2PO_4$.

Im großen und ganzen waren die Giftwirkungen der einzelnen Anionen auf *P. crispa* nicht sehr verschieden, wohl aber war ein Unterschied gegenüber den Kationenwirkungen festzustellen. Der Zellinhalt veränderte sich kaum, sondern entfärbte sich und starb ab; die Zellen machten den Eindruck einer schnellen Fixierung. Bei CN und Cr_2O_7 trat bisweilen noch eine Zellstreckung hinzu. Bei den Halogenen J und Br, die Oxydationsgifte sind, kam es zur Erschlaffung der Zelle. Der Zellinhalt wurde farblos; bei einer Konzentration von 0,01% rundeten sich die Zellen ab und verquollen. Jod färbte sofort die Pyrenoidstärke. CO_3 wirkte bei 0,1% in acht Tagen tödlich, ein Zusatz von 0,0005% zeigte dagegen kaum noch eine giftige Wirkung. H_2PO_4 förderte anfangs das Wachstum, so daß bei 0,05% nach zehn Tagen Akineten zu beobachten waren, später aber trat eine schwache Giftwirkung auf, die anscheinend vom Na-Kation herrührte, denn es handelte sich hier um eine additive Wirkung von Kation und Anion. Es war klar, daß die Anionen wegen ihrer geringen Wirkungen gute Antagonisten sein mußten (Tabelle VII auf S. 88).

Zum Schluß wurde die Einwirkung einiger organischer Säuren untersucht, deren Ergebnisse kurz in der Tabelle X zusammengefaßt sind.

Es zeigte sich dabei, daß die Säuren nach ihrer Wirkung folgendermaßen angeordnet werden mußten: Oxalsäure > Weinsäure > Äpfelsäure > Zitronensäure > Asparaginsäure. Im allgemeinen konnte ich feststellen, daß die organischen Säuren, mit Ausnahme der Oxalsäure, schwächer wirken als die Mineralsäuren. Bei der Oxalsäure war, wie schon erwähnt, die Ca-entziehende Wirkung von ausschlaggebender Bedeutung. Der Zellkern, der dadurch besonders geschädigt

Tabelle IX.

Anionenwirkung (mit Na-Salzen).

	Artari-Nährlösung + Zusatz von:													
	1 Tag	2 Tage	3 Tage	4 Tage	5 Tage	6 Tage	7 Tage	8 Tage	9 Tage	10 Tage	11 Tage	12 Tage	13 Tage	14 Tage
NaCN:														
0,001 % . . .	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,0001 % . .	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,00001 % . .	.	.	.	.	.	a	a	a	a	e	e	e	e	e
$Na_2Cr_2O_7$:														
0,0025 % . .	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,00025 % . .	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—
0,000025 % .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a	a	a
NaJ:														
0,01 % . . .	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—
0,0001 % . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a	a	a	a	a
NaBr:														
0,01 % . . .	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—
0,0001 % . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a	a	a	a	a
Na_2CO_3:														
0,05 % . . .	.	.	.	.	.	Gb	Gb	Gs	—	—	—	—	—	—
0,005 % . . .	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—
0,0005 % . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a	a	e	e

$NaC_2H_3O_2$:														
0,1 %	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—
0,01 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a	a	a	a
$NaNO_3$:														
0,25 % . . .	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—	—
0,025 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—
0,0025 % . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a	a	a	a
NaCl:														
1,0 %	.	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—	—
0,1 %	.	.	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—	—
0,01 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a	a	a
Na_2SO_4:														
1,0 %	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Gb	Gv	Gs	—	—
0,1 %	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Gb	.	Gv
0,01 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a
NaH_2PO_4:														
1,0 %	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Gb	.	Gv
0,5 %	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Gb
0,05 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	a

Tabelle X.

Organische Säuren.

Artari-Nährlösung + Zusatz von:

	½ Tag	1 Tag	3 Tage	4 Tage	5 Tage	6 Tage	7 Tage	8 Tage	9 Tage	10 Tage	14 Tage	18 Tage	22 Tage	26 Tage	30 Tage
Oxalsäure:															
0,1 %	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,01 % . . .	.	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,001 % . . .	Gb	.	Gv	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—
Weinsäure:															
0,1 %	.	.	Gb	Gv	.	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,01 % . . .	.	.	.	Gb	.	Gv	.	.	Gs	—	—	—	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	.	.	Gb	.	.	Gv	.	Gs	—	—	—	—
Äpfelsäure:															
0,1 %	.	.	.	Gv	.	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,01 % . . .	.	.	.	Gb	.	.	Gv	.	.	Gs	—	—	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	.	Gb	.	.	Gv	.	.	Gs	—	—	—	—
Zitronensäure:															
0,1 %	.	.	.	.	.	.	Gs	—	—	—	—	—	—	—	—
0,01 % . . .	.	.	Gb	.	.	.	Gv	.	.	.	Gs	—	—	—	—
0,001 % . . .	.	.	.	Gb	.	.	.	Gv	.	.	.	Gs	—	—	—
Asparaginsäure:															
0,1 %	.	.	.	.	.	.	Gb	.	Gv	Gs	—	—	—	—	—
0,01 % . . .	.	.	.	.	.	.	.	A_k	.	.	.	Gb	Gv	.	Gs
0,001 % . . .	.	.	.	.	.	A_{k+p}	.	K	H	.	.	.	Gb	—	—

wurde, wurde zu einem zackigen Gebilde, der Chromatophor verquoll und der übrige Zellinhalt erschien gekörnelt; dabei waren die Zellen „perlartig" aufgereiht. Noch ein Zusatz von 0,001% wirkte nach vier Tagen tödlich.

Weniger schädlich wirkten die anderen organischen Säuren in der Zusatzkonzentration von 0,001%. Die Schädigung machte sich dadurch bemerkbar, daß Zellen und Chromatophor sich streckten. Ein Dickenwachstum wurde nicht ausgelöst; die Zellteilungen wurden eingestellt. Eine Ausnahme bildete die Asparaginsäure, wo ich sogar Akineten, Aplanosporen, Keimungsstadien fand. Außerdem wurde in sämtlichen Kulturen die Assimilation herabgesetzt, wie das Verschwinden der Stärke anzeigte.

Bei 0,1% und 0,01% Zusatz von Weinsäure erschienen die Membranen verdickt. Bei Zusatz von Äpfelsäure zerfielen die Zellfäden in Vermehrungsakineten, die kurz danach abstarben. Zitronensäure bewirkte Zerreißung des Chromatophors und Abrundung der Zellen; Asparaginsäure schließlich zeitigte nur kleine Verdickungen in der Membran.

D. Ökologie von Prasiola crispa.

Über die Ökologie ist bisher fast nichts bekannt. Wir finden nur einige kurze Bemerkungen bei Puymaly (1924), Schmid (1927) und Ochsner (1928), aber genauere Angaben und Untersuchungen über die Wirkungsweise der einzelnen Umweltfaktoren fehlten bisher. Ich war daher auf eigene Beobachtungen und Messungen angewiesen, die ich an den verschiedensten Standorten der Ebene und des Gebirges machte. Ich bin mir dabei bewußt, daß Einzelmessungen und Beobachtungen nur als Vergleichsmaterial Wert haben und erst aus einer großen Anzahl von Beobachtungen und Messungen sichere Ergebnisse zu erhalten sind. Im folgenden soll nun die Bedeutung der einzelnen ökologischen Faktoren beschrieben werden. Dabei muß uns klar sein, daß die einzelnen Faktoren zueinander in vielfacher Wechselwirkung stehen und die Wirkung jedes Einzelfaktors natürlich wieder vom Zusammenwirken aller Umweltfaktoren abhängt.

a) Klimatische Faktoren.

1. Die Temperatur.

Die wichtigste Energiequelle, das Sonnenlicht, wirkt entweder als Wärme oder als Licht.

Von der Menge der eingestrahlten Wärme hängt in hohem Maße der Gesamtwasserhaushalt ab. Die Einstrahlung ist je nach Substrat

und Zeit verschieden. Um überhaupt ein Bild von den Temperaturen an den Standorten zu bekommen, führte ich einige Einstrahlungsmessungen mit dem Schwarzkugelthermometer durch. Das Thermometer wurde hierbei mit seiner Quecksilberkugel in die Algenlager geschoben.

Standort I (in der Königsheide im Bezirk Treptow, bei Baumschulenweg):
Pinus silvestris, kleines Lager, *Hormidium*-Stadium, 10 cm hoch; einzelner Baum.

	21. VIII. 1932				
	10 Uhr	11 Uhr	12 Uhr	13 Uhr	14 Uhr
Einstrahlungstemperatur . .	41,5° C	46,9° C	47,9° C	48,5° C	49,5° C
Lufttemperatur	29,8° C	34,6° C	34,9° C	35,8° C	36,6° C
Bodentemperatur	29,2° C	40,2° C	44,8° C	40,9° C	41,6° C

Standort II (in der Königsheide im Bezirk Treptow, bei Baumschulenweg):
Pinus silvestris, kleines Lager, *Hormidium*- und *Schizogonium*-Stadium; Baum oft beschattet.

	21. VIII. 1932				
	10 Uhr	11 Uhr	12 Uhr	13 Uhr	14 Uhr
Einstrahlungstemperatur . .	36,9° C	39,9° C	44,8° C	45,9° C	47,6° C
Lufttemperatur	31,8° C	33,4° C	34,9° C	35,3° C	36,1° C
Bodentemperatur	27,6° C	27,7° C	28,4° C	28,8° C	29,5° C

Standort III (in der Wuhlheide, am Hauptweg nach Köpenick bei Berlin):
Quercus robur, großes Lager, *Hormidium*- und *Schizogonium*-Stadium; gute Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse.

	22. VIII. 1932				
	10 Uhr	11 Uhr	12 Uhr	13 Uhr	14 Uhr
Einstrahlungstemperatur . .	40,5° C	43,5° C	46,4° C	48,5° C	49,2° C
Lufttemperatur	30,8° C	32,9° C	34,4° C	35,6° C	36,4° C
Bodentemperatur	30,0° C	30,5° C	32,9° C	34,2° C	35,9° C

Wie die Tabelle zeigt, betrug die höchste gemessene Temperatur 49,5° C. Diese Einstrahlungstemperatur wurde gut vertragen. Proben, die dem Standort I entnommen wurden, waren voll lebensfähig, und es war keine Schwierigkeit, sie in Kultur zu nehmen. Die Lager, die nur das *Hormidium*-Stadium enthielten, waren ausgetrock-

net und erschienen daher hellgrün und glänzend; die Fäden waren dabei eng an das Substrat gepreßt. Nur am Rande des Lagers zeigten sich einige abgestorbene Fäden; dort machte sich die Trockenheit am empfindlichsten bemerkbar.

Um das Temperaturminimum zu finden, setzte ich mehrere Freilandkulturen an. Ich brachte Rindenstückchen mit *Prasiola* wie Petrischalen, in denen schon einige Zeit vorher die Alge in allen drei Stadien auf Erdabkochungsagar und in Artari-Lösung rein gezogen worden war, auf das Dach und kultivierte sie hier vom Dezember bis zum Februar, wobei ständig die Temperaturen gemessen wurden. Schon im Dezember setzte Frost ein, der sich mehr und mehr verstärkte und im Januar den Wert von —20,5° C erreichte; die Agar- und Flüssigkeitskulturen froren bereits im Dezember ein. Die Rindenstücke erschienen ausgetrocknet. Bei sämtlichen Kulturen konnte ich ein Ruhen der Lebensvorgänge feststellen; keine Zellteilung wurde beobachtet. Die Zellen waren jedoch unbeschädigt; die Zellwände erschienen normal, weder verzerrt noch verbogen. Auch Proben von den natürlichen Standorten, die immer als Kontrollkulturen dienten, zeigten dasselbe Bild. Sämtliche Kulturen wuchsen, in einen temperierten Raum gebracht, ohne Schädigung weiter. Das Temperaturintervall ist also sehr groß und liegt mindestens zwischen —20,5 und +49,5° C.

Es trat beim Temperaturmaximum nicht Gerinnung des Protoplasmas und beim Temperaturminimum nicht die oft an Pflanzen beobachtete Fällung der Proteïne und Bildung von Eis im Zellgewebe auf. Die schleimige Membran und der konzentrierte Zellsaft lassen *P. crispa* für die atmophytische Lebensweise mit ihren Temperaturschwankungen außerordentlich gut angepaßt erscheinen. Von den Begleitern der Alge starb dagegen bei —15° C *Protococcus* ab, und *Hormidium* wurde stark geschädigt; ich fand nach dieser Kälteperiode überall ziemlich artenreine *Prasiola*-Lager. Niedere Temperatur wirkte also artauslesend, indem sie die Konkurrenz der Begleitorganismen stark herabsetzte. Zu bedenken ist dabei noch, daß die Wirkung der Kälte oft durch kalte, austrocknende Winde und die der Wärme durch Rückstrahlung des Bodens erhöht wird.

Nun wird die Temperatur der unteren Luftschichten, in denen *P. crispa* lebt, nicht nur durch die Insolation, sondern auch durch die Bodentemperatur beeinflußt. Diese zeigt im Sommer und am Tage unter der Baumschicht im allgemeinen einen tieferen und im Winter sowie in der Nacht einen höheren Wert als die Temperatur an freien Standorten. Stebler und Volkart fanden im Februar und März unter Obstbäumen nahe am Erdboden, also in

Höhe der *Prasiola*-Lager, eine um 1—2° C erhöhte Lufttemperatur. Es bildet demnach jeder Baum oder Baumbestand im Winter ein lokales Wärmezentrum. Durch dieses günstige Mikroklima erfolgt im Frühjahr auch eine frühere Schneeschmelze am Fuße des Baumes.

2. Das Licht.

Um die Lebensvorgänge im Gang zu halten, darf ein Minimum an Lichtintensität nicht unterschritten werden. Das Licht bewirkt eine Auslese in der Verbreitung. Ich beobachtete nämlich an Orten, die nicht etwa ausgetrocknet waren, daß eine Verminderung des Lichtes einen Rückgang der Alge zur Folge hatte. Dieses ist schon in geschlossenen Wäldern der Fall, wo im Waldesinnern das diffuse Licht gegenüber dem direkten Lichte im Freiland vorherrscht. Wie Untersuchungen von Knuchel gezeigt haben, werden im Nadelwald alle Spektralbezirke ziemlich gleichmäßig von dieser Schwächung betroffen, dagegen tritt beim Laubwald noch eine qualitative Änderung hinzu, denn hier finden sich hauptsächlich gelbe und grüne Strahlen. Der Grund für diese scharfe Trennung zwischen Nadel- und Laubwald ist in der ungleichen Oberfläche und Lichtdurchlässigkeit der Blätter zu suchen.

Das Licht im Waldesinnern setzt sich aus direktem Licht, das durch die Lücken der Baumkronen dringt und die sogenannten Sonnenflecken bildet, und aus gefiltertem Licht zusammen, dazu kommt noch das von den Stämmen, Ästen und Blättern reflektierte Licht. Während man im Nadelwald nur direktes und reflektiertes Licht findet, kommt beim Laubwald noch das filtrierte Licht hinzu.

Der Lichtgenuß ist, wie meine Beobachtungen gezeigt haben, im Waldesinnern zu gering, um ein Fortkommen von *P. crispa* mit seinen drei Stadien sicherzustellen. Selbst im Herbst, wenn in den Laubwäldern der Laubfall eintritt und damit eine Verbesserung der Lichtverhältnisse, konnte ein Vordringen der Alge nicht beobachtet werden. Die Alge findet sich nur auf Bäumen, die an Wegen, Straßen, älteren Baumschlägen und Lichtungen, vor allem aber an Waldrändern stehen. Es handelt sich meist um Einzelbäume oder stark aufgelockerten, nie jedoch um geschlossenen Wald. Bäume mit dichten Kronen und weit herunterhängenden Ästen wie die Fichte, wo der ganze Baum im starken Schatten liegt, tragen keine *Prasiola*. Entsprechend fand ich sie auf den Trauerformen von *Salix* nicht, wohl aber auf den gewöhnlichen Formen der Weiden.

Um so auffallender ist es, daß *P. crispa* von Morton und Gams (1925) am Eisloch in der Dachsteinhöhle (1450 m) auf einem Felsen aufsitzend erwähnt wird. Die Lichtintensität am Boden betrug

0,0007266. Ferner fanden sich auch Algenlager an den Wänden der Höhle. Die Höhle hat bei der niedrigen Temperatur von $+0{,}5^0$ C noch günstige Lichtverhältnisse, da die Sonne nachmittags ziemlich tief hineinscheint. Es handelte sich sicherlich nur um das *Hormidium*-Stadium, das hier kümmerlich sein Leben fristete. Als Begleiter werden *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Näg. und *Leptothrix gloeophila* Kütz. genannt.

Ich kann mich nicht der Meinung anschließen, daß direktes Sonnenlicht entwicklungshemmend wirkt. Bei der atmophytischen Lebensweise pflegt meist der Wasserhaushalt ausschlaggebend zu sein, nicht der hohe Lichtgenuß. Hierin wurde ich auch durch Kulturen auf Erdabkochungsagar am Sonnenlicht (Südfenster) bestärkt. Als Kontrollversuche dienten Kulturen am Nordfenster. In beiden Kulturen wuchs *P. crispa* in allen drei Stadien kräftig, und es zeigte sich kein Unterschied. Die Kulturen gingen erst ein, als der Agar eingetrocknet, also Wassermangel eingetreten war. Daraus sehen wir, daß das Lichtoptimum der Alge sehr hoch liegt. Sie ist aber zweifellos euryphotisch, d. h. Maximum und Minimum der zulässigen Lichtstärke liegen bei ihr sehr weit auseinander.

3. Der Wasserhaushalt.

Das Wasser ist ein maßgebender Minimumfaktor. Das Wasserbedürfnis ist bei den atmophytischen Algen so verschieden, daß man sie leicht nach dem Wasserbedarf eingliedern kann. *P. crispa* müssen wir zweifellos zu den Hygrophyten rechnen, wie auch noch spätere Versuche bestätigen sollen.

Fritsch und Schmid behandelten die Wasserversorgung der Alge. Der erste ging dabei von dem Austrocknungsvermögen der Alge, Schmid vom Benetzungsvermögen aus; später erwähnt Boye-Petersen (1915), daß allgemein die atmophytischen Algen imstande sind, längere Trockenheit lebend zu überstehen, ohne sich gleich zur Bildung besonderer Dauerorgane anzuschicken. Das gleiche hatte schon 1886 G. Schröder durch einige allgemeine Versuche klargelegt. Schmid führte seine Benetzungsversuche an *Pleurococcus vulgaris* Naeg. und *P. crispa* (*Hormidium*-Stadium) durch. Er hatte in diesen beiden Algen in bezug auf die Benetzungsmöglichkeit große Extreme vor sich, was auch ich durch ähnliche Versuche feststellen konnte. *Pleurococcus vulgaris* bleibt bei Berührung mit liquidem Wasser zu jeder Jahreszeit trocken und unbenetzt. Das daraufgebrachte Wasser rundet sich sofort zu glänzenden Tropfen ab und läuft bei Schrägstellung des gesamten *Pleurococcus*-Lagers schnell ab. Anders ist es bei *P. crispa*. Das Wasser wird hier

unmittelbar an der Auftreffstelle aufgesogen wie von Fließpapier. Dabei ist kein Glanz zu bemerken; das Wasser breitet sich nach allen Seiten aus, bis es im Thallus verschwunden ist. Diese Benetzungen führte ich im Versuchsraum durch; an Regentagen beobachtete ich dieselben Erscheinungen am Standort.

Auf Grund dieser Tatsache stellte nun Schmid *Pleurococcus vulgaris* zu den Luft- und *P. crispa* zu den Wasseralgen. Die Einteilung ist zu grob, denn *P. crispa* ist zweifellos hygrophil, führt aber durchaus eine atmophytische Lebensweise, was die Untersuchungen über ihre Wasserkapazität zeigten. Es wurden von ihr sämtliche drei Stadien ohne Substrat bis zur Lufttrockenheit im Exsikkator getrocknet und gewogen. Darauf wurden die Algen mit Regenwasser gesättigt, nach Abschleudern der anhängenden Tropfen abermals gewogen und endlich zur Kontrolle nach völliger Trocknung wieder gewogen. Die Wasserkapazität betrug für die lufttrockene *P. crispa* 890,01% (Schmid: 880,5%, Fritsch: 931,4%), dies wäre 16,5mal größer als die Wasserkapazität von *Pleurococcus vulgaris*, dessen Wert nur 53,7% (Schmid) betrug. Vergleichen wir damit noch die Wasserkapazität einer typischen Wasseralge wie *Cladophora* mit 1852% und *Spirogyra* mit 1985%, so dürfte sich meine obige Behauptung über die Lebensweise von *P. crispa* bestätigen.

Es erhob sich nun die Frage, wie lange die Alge das aufgenommene Wasser zurückzuhalten vermag. Zu diesem Zwecke wurde wieder ein vom Substrat losgelöster Thallus bis zur Lufttrockenheit im Exsikkator getrocknet und gewogen. Darauf wurde er mit Regenwasser gesättigt, wieder gewogen und am offenen Nordfenster weiter beobachtet. Zu bemerken ist hierbei, daß eine Benetzung durch irgendwelche Niederschläge infolge eines Schutzdaches unmöglich war. Es wurde nun die Wasserabgabe durch ständiges Wägen nachgeprüft. Die Werte sind kurz in der Tabelle XI niedergelegt.

Aus der Tabelle ersehen wir, daß erst nach etwa zwei Wochen das *Prasiola*-Lager fast ausgetrocknet ist. Dabei ist festzustellen, daß an den von mir beobachteten Standorten die Alge selten so lange Zeit ohne jeglichen atmosphärischen Niederschlag auszukommen braucht. Ihre Wasserversorgung geschieht durch den Niederschlag (Regen, Schnee und Tau), die Substrat- und Luftfeuchtigkeit. Die größte Wassermenge liefert natürlich der Regen. Man kann leicht beobachten, daß sich an Regentagen alle *Prasiola*-Lager in kurzer Zeit dunkelgrün färben und die vorhandenen *Schizogonium*- und *Prasiola*-Stadien deutlicher hervortreten, so daß sie schon mit bloßem Auge an ihrer Kräuselung erkennbar werden. Während der Regenperioden im Herbst und Frühjahr findet in unseren Breiten

ein üppiges Wachstum statt, so daß sich im Verlauf eines Jahres eine deutliche Periodizität im Wachstum bemerkbar macht.

In den Kulturen, in denen für ausreichende Feuchtigkeit gesorgt wurde, sah ich diese Periodizität kaum ausgeprägt und bisweilen gänzlich geschwunden. Letztes konnte ich namentlich beim *Hormidium*- und *Schizogonium*-Stadium feststellen. Beim *Prasiola*-Stadium dagegen traten kurze Ruheperioden im Wachstum ein.

Neben dem Regen und Schnee hat aber auch der Tau für die Wasserversorgung eine gewisse Bedeutung. Er macht zum größten Teil den Wasserverlust des vorhergehenden Tages wieder wett. Der

Tabelle XI.

Wasserabgabe von P. crispa (Lufttrockengewicht 0,990 g; Gewicht nach Sättigung mit Regenwasser 8,812 g = 890,01%).

Tage	Gewichtsverlust %	Absolutes Gewicht g
1	70,3	2,617
2	45,3	1,432
3	21,4	1,126
4	5,7	1,062
5	1,8	1,043
6	1,5	1,028
7	0,9	1,019
8	0,8	1,011
9	0,7	1,004
10	0,5	0,999
11	0,4	0,995
12	0,3	0,992
13	0,1	0,991

Tau ist nur wenige Minuten auf den Thalli zu sehen, denn bei seiner feinen und gleichmäßigen Verteilung dringt er schnell ein.

Während in den bisher genannten Fällen das Wasser unmittelbar an die Alge gelangt, kann *P. crispa* die Feuchtigkeit auch aus dem Substrat entnehmen. Der Wassergehalt der Rinde ist dabei für die Alge von nicht zu unterschätzendem Wert, wie ich durch zahlreiche Versuchsreihen ermitteln konnte. An einem heißen und regenfreien Augusttage sammelte ich Rindenstücke verschiedener freistehender Bäume unserer Flora, an denen ich vorher das Vorkommen von *P. crispa* festgestellt hatte. Die Rindenstücke wurden so entnommen, daß eine Probe von der Nordwestseite die *Prasiola*-Lager aufwies und eine Probe von der Südostseite, die *Prasiola*-frei war, entstammte. Die Rindenproben wurden etwa vier Wochen im Exsikkator getrocknet, von Fremdkörpern gereinigt und gewogen, bis das Trockengewicht

konstant blieb. Dann wurden die einzelnen Proben verschieden lange Zeit in Wasser getaucht, wobei darauf geachtet wurde, daß sie vollständig untergetaucht waren. Nach dem Benetzen wurden die Rindenstückchen, die man übrigens nicht allzu groß zu wählen braucht, mit Fließpapier sorgfältig abgetrocknet und wieder gewogen. Die Differenz zwischen dem Gewicht vor und nach dem Versuch gibt die Wasseraufnahme an. Die Tabellen XII, XIII und XIV geben die Resultate dieser Untersuchungen wieder.

Aus den Tabellen sehen wir den scharfen Unterschied zwischen Nordwest- und Südostseite, der sich schon nach kurzem Eintauchen bemerkbar macht. Der Grund liegt, wie man an den Bäumen deutlich feststellen kann, in der stärkeren Verwitterung der Rinden an der Nordwest- (Wetter-) Seite, was eine erhöhte Wasserkapazität gegenüber der Südostseite zur Folge hat. Ferner spielt auch sicherlich das Alter der Bäume eine Rolle. In den Tabellen XII und XIII sind die verschiedenen Baumarten nach der Größe ihrer Wasseraufnahme geordnet, anfangend mit der größten Wasserkapazität bei *Ulmus campestris* und endend mit der geringsten bei *Acer pseudoplatanus*. In fast sämtlichen Fällen ist die Benetzbarkeit der Rindenproben der Nordwestseite entsprechend höher als die der Südostseite, so daß bei allen Tabellen die gleiche Reihenfolge innegehalten wird. Nur *Pinus silvestris* zeigt eine Abweichung, denn sie hat in der Tabelle XIII einen relativ höheren Wert im Vergleich zu den anderen Baumarten. Bemerkenswert ist noch, daß der Wert der Südostseite mit dem der Nordwestseite bei *Pinus silvestris* übereinstimmt. Dies ist für die Nadelhölzer charakteristisch, denn man kann hier an der Borke die Wetterseite nicht immer ohne weiteres feststellen. Allgemein ist die Feuchtigkeitsaufnahme bei Nadelbäumen geringer als bei Laubbäumen. Mit der Benetzbarkeit der verschiedenen Rinden ist die Entwicklung der drei Stadien von *P. crispa* gleichlaufend. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn ich in über 90% der Fälle alle drei Stadien auf Laubbäumen, und zwar vornehmlich auf *Ulmus campestris*, fand.

Ferner ist die Substratfeuchtigkeit auch entscheidend für das Aufsteigen der Lager am Stamm. In der Umgebung von Berlin stellte ich durch Messungen fest, daß *P. crispa* an *Ulmus campestris* am höchsten aufsteigt (bis 45 cm). Bei den anderen Bäumen finden wir sie selten über 25 cm hoch, z. B. bei *Castanea* bis 21, 5 cm, *Quercus* 24 cm, *Betula pubescens* 15 cm, *Populus nigra* 15 cm, *Salix fragilis* 15 cm, *Tilia ulmifolia* 13 cm, *Pinus silvestris* 5—8 cm hoch.

Wichtig ist auch die Aufnahmegeschwindigkeit des Wassers, um möglichst viel Feuchtigkeit sicherzustellen. Ich beobachtete bei den Benetzungsversuchen zunächst eine hemmende Wirkung durch die

in den Poren befindliche Luft, die deutlich als silberne Bläschen sichtbar wurde. Aber nach einer bis fünf Minuten war die Luft verdrängt, und nun erfolgte meist eine sprunghafte Wasseraufnahme.

Die verschiedene Wasserkapazität bei den Rinden hängt sicherlich mit ihrer inneren Struktur zusammen. Das in den Rinden gespeicherte Wasser hält das Substrat feucht, und diese Substratfeuchtigkeit teilt sich entweder dem Algenlager direkt mit und wird durch Kapillarwirkung weiter zum Verbrauchsort geleitet, oder aber sie wird durch die Sonnenstrahlung in Wasserdampf umgewandelt, der sich unmittelbar, wie mir Beobachtungen gezeigt haben, in Rindennähe durch die immer etwas kühlere Luft der Umgebung verdichtet. Dadurch wird eine verhältnismäßig hohe Luftfeuchtigkeit im Vergleich zur Umwelt erreicht, die unmittelbar der *Prasiola* zugute kommt.

Wichtig sind für die Substratfeuchtigkeit neben dem flüssigen Wasser auch Nebel und Dampf. Dies bestätigte mir folgender Versuch: Es wurden die gesammelten lufttrockenen Rinden der verschiedenen Bäume in einen dampfgesättigten Raum (Glasglocke) gebracht und hier frei aufgehängt. Ich beließ eine Probe 24 Stunden, eine zweite Probe 48 Stunden unter der Glocke und bekam durch Wägen die Werte, die Tabelle XIV wiedergibt. Hierbei ist die Reihenfolge ähnlich wie bei den Benetzungsversuchen. Auffällig ist, daß hier *Quercus* an die zweite Stelle rückt. Sonst tritt auch hier deutlich der Unterschied zwischen Nordwest- und Südostseite hervor. Auf die außerordentlich langsame Aufnahme von Wasser in Dampf- und Nebelform im Gegensatz zum flüssigen Wasser sei besonders hingewiesen.

Die Luftfeuchtigkeit ist naturgemäß schnellen und beträchtlichen Schwankungen unterworfen, denn sie ist von einer Reihe von veränderlichen Faktoren, wie Regendauer, Tau, Wolken- und Nebelbildung, Luftbewegung, und zuletzt der orographischen Beschaffenheit des Standortes abhängig. Außerdem finden wir eine ausgesprochene Vertikalgliederung der Luftfeuchtigkeit, die nur an Regentagen unmerklich wird. Stocker erhielt durch Messungen in einem Fichtenwald bei Jannowitz (Riesengebirge) am 8. Juli 1921, 10 Uhr, an einem sonnigen Tage, der fast windstill war, folgende Werte:

	relative Luftfeuchtigkeit
Wald:	
6 cm hoch über nacktem Nadelwaldboden	62%
6 cm hoch in kleinem Oxalisbestand	64%
100 cm hoch in freier Atmosphäre	59%
Lichtung:	
5 cm hoch zwischen dürrem Gras	54%
100 cm in freier Atmosphäre	50%

Ta-

Rindenbenetzungs-

	Baumart	Eintauchen	5 Min.	15 Min.	30 Min.	1 Std.
1.	*Ulmus campestris* . .	T = 0,060	0,180	0,125	0,205	0,195
		0,070	0,270	0,195	0,345	0,355
		16,6 %	50,0 %	56,0 %	67,3 %	71,7 %
2.	*Robinia pseudacacia* .	0,190	0,505	0,190	0,505	0,405
		0,235	0,715	0,295	0,815	0,670
		23,6 %	41,6 %	55,2 %	61,3 %	65,4 %
3.	*Populus nigra*	0,210	0,210	0,215	0,265	0,270
		0,235	0,250	0,285	0,355	0,365
		11,9 %	19,0 %	32,5 %	33,5 %	35,2 %
4.	*Pirus aucuparia* . . .	0,350	0,215	0,350	0,150	0,215
		0,410	0,235	0,525	0,195	0,295
		17,1 %	23,0 %	20,2 %	28,6 %	37,2 %
5.	*Betula pubescens* . . .	0,520	0,520	0,455	0,465	0,215
		0,540	0,555	0,545	0,575	0,270
		3,8 %	12,5 %	19,9 %	23,6 %	25,5 %
6.	*Alnus glutinosa* . . .	0,120	0,185	0,835	0,120	0,175
		0,135	0,210	0,975	0,155	0,235
		12,5 %	13,5 %	16,8 %	29,2 %	34,3 %
7.	*Castanea*	0,395	0,395	0,525	0,325	0,305
		0,445	0,470	0,590	0,395	0,400
		12,6 %	12,9%	18,4 %	21,3 %	28,5 %
8.	*Salix fragilis*	0,295	0,305	0,297	0,131	0,210
		0,325	0,350	0,355	0,175	0,285
		10,2 %	14,9 %	20,3 %	34,6 %	35,7 %
9.	*Tilia ulmifolia* . . .	0,370	0,360	0,265	0,130	0,650
		0,415	0,416	0,310	0,180	0,847
		12,6 %	15,3 %	16,9 %	23,1 %	28,8 %
10.	*Pinus silvestris* . . .	0,725	0,955	0,855	1,875	1,445
		0,784	1,120	1,040	2,375	1,895
		8,1 %	17,3 %	21,5 %	26,7 %	31,1 %
11.	*Quercus*	0,180	0,380	0,560	0,180	0,330
		0,203	0,471	0,692	0,230	0,425
		11,1 %	23,6 %	23,3 %	27,7 %	28,8 %
12.	*Acer pseudoplatanus* .	0,585	0,585	0,435	1,436	0,985
		0,600	0,610	0,460	1,625	1,070
		2,6 %	4,3 %	5,9 %	6,3 %	8,6 %

belle XII.

versuche I (Nordwestseite).

3 Std.	6 Std.	12 Std.	24 Std.	48 Std.	72 Std.
0,150	0,295	0,215	0,155	0,158	0,175
0,285	0,610	0,490	0,356	0,375	0,415
90,0 %	106,7 %	126,7 %	135,4 %	137,3 %	138,5 %
0,410	0,785	0,355	0,495	0,560	0,225
0,730	1,455	0,705	0,995	1,195	0,480
78,4 %	85,3 %	98,9 %	101,0 %	113,3 %	113,4 %
0,140	0,075	0,275	0,275	0,561	0,225
0,195	0,105	0,405	0,420	0,915	0,475
39,3 %	40,1 %	47,3 %	53,5 %	63,4 %	85,5 %
0,260	0,325	0,235	0,295	0,315	0,285
0,375	0,485	0,370	0,480	0,525	0,480
44,2 %	49,3 %	56,8 %	62,7 %	66,9 %	67,7 %
0,205	0,475	0,720	0,865	0,765	0,545
0,265	0,625	1,010	1,215	1,135	0,830
28,1 %	31,6 %	40,3 %	40,5 %	48,5 %	52,4 %
0,625	0,265	0,565	0,205	0,525	0,465
0,876	0,381	0,810	0,295	0,760	0,696
37,6 %	43,2 %	43,3 %	43,9 %	44,8 %	49,7 %
0,780	0,220	0,455	0,375	0,395	0,405
1,025	0,315	0,670	0,560	0,595	0,605
31,4 %	43,2 %	47,3 %	48,7 %	49,9 %	49,4 %
0,170	0,230	0,315	0,390	0,356	0,305
0,235	0,325	0,455	0,575	0,526	0,455
38,2 %	41,4 %	44,3 %	47,7 %	48,3 %	48,4 %
1,235	0,175	0,225	0,315	0,275	0,515
1,630	0,240	0,315	0,440	0,400	0,775
31,9 %	37,1 %	39,5 %	42,3 %	45,1 %	45,8 %
0,950	1,915	1,485	0,995	0,995	0,886
1,275	2,585	2,015	1,395	1,451	1,283
34,2 %	34,9 %	35,7 %	40,3 %	44,9 %	44,7 %
0,575	0,377	0,560	0,040	0,415	0,369
0,751	0,509	0,765	0,055	0,602	0,535
30,5 %	34,8 %	36,7 %	37,5 %	44,8 %	44,9 %
1,225	0,365	0,630	1,455	0,821	0,412
1,333	0,405	0,715	1,630	0,965	0,555
8,8 %	10,7 %	13,5 %	12,9 %	17,7 %	18,1 %

Ta-

Rindenbenetzungs-

	Baumart	Eintauchen	5 Min.	15 Min.	30 Min.	1 Std.
1.	*Ulmus campestris* . .	T = 0,060	0,060	0,085	0,185	0,260
		0,076	0,085	0,120	0,265	0,390
		25,0 %	41,7 %	41,2 %	43,2 %	50,0 %
2.	*Robinia pseudacacia* .	0,365	0,401	0,060	0,365	0,495
		0,390	0,445	0,071	0,435	0,635
		6,8 %	11,2 %	16,7 %	19,2 %	28,3 %
3.	*Populus nigra*	0,135	0,181	0,050	0,180	0,325
		0,146	0,195	0,056	0,215	0,425
		7,4 %	8,3 %	10,2 %	19,4 %	30,8 %
4.	*Pirus aucuparia* . . .	0,295	0,161	0,180	0,351	0,255
		0,394	0,191	0,218	0,427	0,321
		10,1 %	18,7 %	20,9 %	21,9 %	25,3 %
5.	*Betula pubescens* . . .	0,581	0,580	0,410	0,365	0,395
		0,601	0,610	0,426	0,391	0,425
		3,6 %	3,7 %	5,2 %	6,6 %	7,6 %
6.	*Alnus glutinosa* . . .	0,081	0,106	0,235	0,136	0,081
		0,085	0,115	0,261	0,150	0,090
		6,2 %	9,5 %	10,6 %	11,1 %	12,5 %
7.	*Castanea*	0,151	0,335	0,176	0,225	0,096
		0,160	0,375	0,203	0,265	0,116
		6,6 %	11,9 %	15,6 %	17,9 %	21,0 %
8.	*Salix fragilis*	0,355	0,295	0,355	0,226	0,205
		0,385	0,335	0,416	0,265	0,245
		8,4 %	13,5 %	16,9 %	17,8 %	19,5 %
9.	*Tilia ulmifolia* . . .	0,335	0,225	0,315	0,265	0,196
		0,375	0,259	0,367	0,315	0,239
		11,9 %	15,5 %	16,6 %	18,4 %	22,7 %
10.	*Pinus silvestris* . . .	0,730	0,996	1,731	1,733	1,356
		0,762	1,164	2,106	1,998	1,775
		4,3 %	16,9 %	21,7 %	27,1 %	30,9 %
11.	*Quercus*	0,215	0,106	0,165	0,205	0,285
		0,232	0,180	0,181	0,238	0,339
		7,8 %	9,5 %	12,1 %	15,7 %	18,9 %
12.	*Acer pseudoplatanus* .	0,451	0,450	0,533	0,530	0,370
		0,460	0,465	0,550	0,551	0,415
		2,2 %	3,4 %	3,8 %	3,9 %	4,0 %

belle XIII.

versuche II (Südostseite).

3 Std.	6 Std.	12 Std.	24 Std.	48 Std.	72 Std.
0,175	0,150	0,195	0,135	0,235	0,155
0,274	0,241	0,325	0,277	0,529	0,345
56,7 %	60,1 %	66,6 %	105,1 %	125,4 %	129,0 %
0,945	0,975	0,550	0,690	0,705	0,780
1,275	1,370	0,807	1,051	1,205	1,500
34,9 %	40,5 %	46,8 %	52,2 %	70,9 %	92,3 %
0,230	0,276	0,215	0,206	0,360	0,261
0,305	0,373	0,306	0,305	0,595	0,433
32,6 %	35,7 %	42,3 %	48,8 %	65,3 %	66,7 %
0,251	0,205	0,465	0,365	0,490	0,421
0,325	0,281	0,663	0,551	0,774	0,665
30,1 %	37,3 %	42,5 %	50,5 %	57,9 %	58,1 %
1,080	0,610	0,430	0,595	0,545	0,655
1,296	0,745	0,525	0,785	0,786	0,945
19,9 %	22,04 %	22,1 %	31,9 %	43,9 %	44,0 %
0,435	0,230	0,375	0,160	0,465	0,576
0,525	0,295	0,495	0,221	0,655	0,810
20,7 %	28,2 %	32,1 %	37,5 %	40,9 %	40,8 %
0,785	0,095	0,301	0,195	0,276	0,331
0,996	0,121	0,395	0,281	0,387	0,465
26,7 %	26,3 %	31,7 %	40,6 %	40,7 %	40,9 %
0,175	0,185	0,186	0,276	0,381	0,365
0,221	0,245	0,246	0,386	0,534	0,515
26,7 %	32,5 %	36,1 %	40,3 %	40,4 %	40,7 %
0,222	0,241	0,191	0,251	0,275	0,315
0,285	0,320	0,260	0,345	0,381	0,437
29,5 %	33,3 %	36,8 %	38,0 %	38,1 %	38,5 %
0,551	1,232	0,675	0,515	0,526	0,616
0,731	1,655	0,916	0,731	0,766	0,889
32,7 %	34,5 %	35,7 %	39,9 %	43,8 %	44,6 %
0,265	0,331	0,305	0,581	0,761	0,451
0,325	0,406	0,389	0,735	0,991	0,595
22,6 %	22,9 %	24,6 %	26,7 %	30,9 %	32,2 %
0,635	0,425	0,831	0,575	0,635	0,535
0,665	0,456	0,975	0,631	0,365	0,615
4,7 %	7,3 %	9,5 %	9,6 %	11,3 %	14,9 %

Tabelle XIV.

Wasseraufnahme von Rinden im dampfgesättigten Raum (Versuche), im August, 19—20° C.

	Baumart	Nordwestseite: nach 24 Std.	Nordwestseite: nach 48 Std.	Südostseite: nach 24 Std.	Südostseite: nach 48 Std.
1.	*Ulmus campestris* . .	T = 0,125 g	0,125 g	T = 0,111 g	0,111 g
		0,161	0,161	0,125	0,125
		28,1 %	28,1 %	13,6 %	13,6 %
2.	*Quercus*	T = 0,195 g	0,195 g	T = 0,151 g	0,151 g
		0,235	0,239	0,160	0,163
		20,5 %	22,5 %	6,6 %	7,8 %
3.	*Robinia pseudacacia* .	T = 0,375 g	0,375 g	T = 0,495 g	0,495 g
		0,445	0,445	0,535	0,535
		18,7 %	18,7 %	8,1 %	8,1 %
4.	*Populus nigra*	T = 0,235 g	0,235 g	T = 0,155 g	0,155 g
		0,275	0,279	0,160	0,162
		17,0 %	18,7 %	3,2 %	3,8 %
5.	*Pirus aucuparia* . . .	T = 0,245 g	0,245 g	T = 0,105 g	0,105 g
		0,265	0,267	0,111	0,111
		16,6 %	16,7 %	4,8 %	4,8 %
6.	*Betula pubescens* . . .	T = 0,395 g	0,395 g	T = 0,491 g	0,491 g
		0,450	0,451	0,525	0,525
		13,9 %	13,9 %	7,1 %	7,1 %
7.	*Alnus glutinosa* . . .	T = 0,235 g	0,235 g	T = 0,165 g	0,165 g
		0,265	0,269	0,180	0,180
		12,8 %	14,4 %	9,1 %	9,1 %
8.	*Castanea*	T = 0,234 g	0,234 g	T = 0,205 g	0,205 g
		0,266	0,269	0,225	0,225
		12,8 %	14,3 %	9,7 %	9,7 %
9.	*Salix fragilis*	T = 0,246 g	0,246 g	T = 0,269 g	0,269 g
		0,280	0,281	0,295	0,295
		12,5 %	14,2 %	9,3 %	9,3 %
10.	*Tilia ulmifolia* . . .	T = 0,334 g	0,334 g	T = 0,187 g	0,187 g
		0,371	0,375	0,203	0,203
		10,9 %	12,3 %	8,7 %	8,7 %
11.	*Pinus silvestris* . . .	T = 0,575 g	0,575 g	T = 0,274 g	0,274 g
		0,635	0,635	0,303	0,303
		10,4 %	10,4 %	10,3 %	10,3 %
12.	*Acer pseudoplatanus* .	T = 0,605 g	0,605 g	T = 0,481 g	0,481 g
		0,651	0,655	0,505	0,506
		7,4 %	8,2 %	5,0 %	5,1 %

An exponierten Stellen, wie an Küsten und in Gebirgen, haben wir größere Schwankungen, bei sonnigem Wetter bis zu 20%. Diese Beobachtungen zeigen, daß die Bodenvegetation stark beeinflussend auf die Luftfeuchtigkeit wirkt. Auch Bühler erwähnt, daß die relative Luftfeuchtigkeit im Walde immer höher als im Freien ist, was sicherlich mit den niederen Temperaturen, dem Wind- und Strahlungsschutz zusammenhängt. Die größere Luftfeuchtigkeit in geringerer Höhe über dem Erdboden kann auch mit zur Erklärung für das geringe Aufsteigen der *Prasiola*-Lager am Fuße der Bäume herangezogen werden.

4. Der Wind.

Die Wirkung des Windes macht sich naturgemäß am meisten bemerkbar in offenen, flachen Landschaften, im Gebirge und an den Küsten, während sie im dichten Walde stark zurücktritt. Mit der Erhebung des Standortes wächst die Windstärke und damit auch die Windwirkung. An exponierten Stellen im Gebirge wurden keine Algen angetroffen, nur an Stellen, die im Windschutz lagen und über eine genügende Luft- und Substratfeuchtigkeit verfügten, fand ich *P. crispa* in allen drei Stadien.

Die Wirkung des Windes ist eine mechanische (Stoßkraft) und eine physiologische (Austrocknung). Die mechanische Wirkung machte sich stets schädigend bemerkbar. Oft sah ich, wie der Wind Staub und Ruß auf die *Prasiola*-Lager trieb und sie leicht überdeckte; das Wasser floß schnell von ihrer „fettigen" Oberfläche ab. Solche Algenlager sind dann allein auf die kapillare Saugwirkung vom Substrat her angewiesen; in ihnen fand nur ein kümmerliches Wachstum statt.

Aber auch die rein physiologische Wirkung des Windes darf nicht übersehen werden. Wie wir schon bei der Erörterung des Temperaturfaktors gesehen haben, wirkt der Wind auf die Wasserversorgung ein, im Sommer austrocknend und im Winter frostverstärkend. Der Wind wirkt beidemal austrocknend sowohl auf die Pflanze als auch auf das Substrat. Daneben sorgt aber der Wind auch für die notwendige Feuchtigkeit. Er treibt die Niederschläge auf das Substrat, z. B. an den Fußteil des Baumes, der ihn wieder den Algenlagern zuleitet; er sorgt für ihre Verteilung und schafft eine ausgesprochene Wetterseite. An der See bewirkt der Wind die von Puymaly erwähnte „air marin", indem er die feinzerstäubten Wasserteilchen von der Brandungszone bis in die obere Litoralregion

trägt und dadurch zur ständigen Benetzung der Alge beiträgt. Der Wind regelt in hohem Maße den Feuchtigkeitsgehalt der Luft.

Durch den Wind oder die Luftströmungen wird auch die Luftzusammensetzung am Standort bedingt. Schon eine flüchtige Beobachtung in den Städten mit starker Industrie zeigt nur geringfügige Algenlager an den Bäumen. Die Flechten sind längst verschwunden, weil sie nicht so widerstandsfähig wie die atmophytischen Algen sind. Ich fand z. B. in Oranienburg bei Berlin nur einige wenige kurze *Prasiola*-Fäden zwischen sehr vielen abgestorbenen Zellen; Licht, Temperatur und Wasser waren im Optimum vorhanden; es waren lediglich die industriellen Abgase sowie Staub, Ruß usw., die hier schädlich wirkten. Später stellte ich Beobachtungen auf dem Gelände sowie in der näheren Umgebung (1 km) von Gasanstalten an und stellte fest, daß jegliches Aufkommen von atmophytischen Algen von vornherein durch die hier herrschenden giftigen Gase verhindert wird.

Dies bestätigte mir folgender Versuch: Unter eine 2 l Luft fassende Glasglocke wurden eine Erdabkochungsagarplatte und eine Schale mit Artarischer Nährlösung, die beide mit *P. crispa* (alle drei Stadien) beschickt worden waren, und ein Rindenstück von *Ulmus campestris* mit *Prasiola* gestellt und luftdicht durch Fett abgedichtet. Oben hatte die Glasglocke einen zweimal durchbohrten Stopfen, durch den das Gaseinleitungsrohr und das Sicherheitsrohr, das gleichzeitig zur Probeentnahme von Gas aus der Glocke diente, liefen. Es wurde 1 l Leuchtgas in die Glocke geleitet und sie sofort verschlossen. Die ganze Versuchsanordnung wurde, um eine Gefährdung der Kontrollkulturen zu vermeiden, ins Freie gestellt. Bereits nach 15 Stunden waren sämtliche Kulturen tot. Die Zellen zeigten dabei wenig Veränderungen ihrer äußeren Form. Der Zellinhalt war durch das absorbierte Leuchtgas stark angegriffen; er war weiß gefärbt, teils geklumpt, teils gekörnelt; das Pyrenoid wurde dabei vollständig verdeckt. Ferner zeigte es sich, daß das Substrat, der Agar sowohl wie auch die Nährlösung stark Leuchtgas aufgenommen hatten. Der pH-Wert der Artari-Nährlösung, der noch vor dem Versuch 6,9 betragen hatte, war in der kurzen Zeit auf 6,1 gesunken.

Boye-Petersen (1915) erwähnt Abgase von Fahrzeugen, die nur verhältnismäßig kurze Zeit einwirken und viel flüchtiger sind; er macht mit Recht auf ihre auslesende Wirkung in der Zusammensetzung einer Algengesellschaft aufmerksam. Es sind hierdurch für *P. crispa* nach meinen Beobachtungen keine Anzeichen einer Schädigung irgendwelcher Art festzustellen; ihre dicke Membran scheint gegen sie genügenden Schutz zu bieten.

b) Edaphische Faktoren.

Das Substrat.

Mit dem Übergang zur atmophytischen Lebensweise gewannen immer mehr und mehr die edaphischen Faktoren an Bedeutung. Schon eine flüchtige Beobachtung zeigt, daß *P. crispa* vornehmlich an Bäumen, und zwar an ihrem Fußteil sitzt. Das ist dadurch bedingt, daß hier die Wasserversorgung am ausgiebigsten ist.

An den Laubbäumen treten bei Regenfall nach kurzer Zeit (5—10 Minuten) mehr oder weniger breite und häufig verzweigte Wasserablaufstreifen auf, die von der Krone bis zur Wurzel sich hinziehen. An diesen Rinnsalen sitzt oft, wenn die mechanische Spülwirkung nicht zu groß ist, eine üppige Algenvegetation, so daß die Ablaufstreifen auch bei Trockenheit hervortreten. Bei Bäumen, die stark aufwärts gerichtete Äste haben, wie Ahorn, Esche und Eiche, wird der größte Teil des Wassers von den Zweigen und Ästen zum Stamm geleitet, und es kommt zu einem zentripetalen Wasserablauf. Dagegen beobachten wir an den Bäumen, die im Alter mehr oder weniger horizontale oder gar abwärts hängende Äste ausbilden, wie die Fichte oder die Trauerformen von *Salix* und *Fagus*, einen zentrifugalen Wasserablauf; das Wasser tropft hier von den Blatt- und Astspitzen direkt zum Boden ab. Riegler hat durch Messungen diese Unterschiede zwischen zentripetalem und zentrifugalem Wasserablauf festgestellt. Nach ihm beträgt die Abflußmenge am Stamm bei Ahorn 5,9%, Eiche 5,7%, dagegen bei Fichte nur 1,3% des auffallenden Wassers.

An Straßenbäumen (*Ulmus campestris*) konnte ich nach Aussägen einiger Äste eine Veränderung im Schaftablauf des Wassers beobachten, indem die zum Stamm verlaufenden Ablaufstreifen zum Teil versiegten, wodurch die dort angesiedelten Algen zum Absterben gebracht wurden.

Bei glatten Rinden, z. B. an *Fagus*, geht diese Benetzung und somit auch der Schaftablauf besonders schnell vor sich.

Man kann unterscheiden zwischen Bäumen, die ringsum benetzbar sind, wie Buche, Roßkastanie, Birke, Ahorn und Eiche, und Bäumen mit einzelnen herablaufenden Wasserstreifen, wie Rüster, Erlen und Bergahorn. Die schnell benetzbaren Bäume hielten die Feuchtigkeit am wenigsten fest, so daß sich an ihnen *P. crispa* nicht ansiedeln konnte. Dasselbe gilt für die glatten Rindenteile der Birke; ich fand die Alge nur auf den rauhen Rindenabschnitten in dichten Lagern.

Auch die Nadelhölzer sind schwer benetzbar, was wohl mit den dicken Schichten und Leisten der trockenen Borke zusammenhängt. Hier sorgt vor allem das Spritzwasser für die nötige Feuchtigkeit.

Im Frühjahr und besonders im Spätherbst sah ich, daß die dichten Nebel sich auf den Stämmen und Rinden der Bäume niederschlugen und bisweilen einen beachtlichen Schaftablauf verursachten. Es ist dies besonders wichtig für *P. crispa*, da die Nadelhölzer, mit Ausnahme von *Pinus silvestris*, einen zentrifugalen Wasserablauf zeigen. Stahl stellte übrigens fest, daß bei älteren Stämmen die Unterschiede zwischen den einzelnen Baumarten im Benetzungs- und Ablaufvermögen deutlicher hervortreten. Die dann meist ausgebildeten Borkenleisten und Schuppen leiten das Ablaufwasser in ganz bestimmte Bahnen.

Soweit *P. crispa* auf dem Erdboden wächst, fand ich sie stets in nächster Nähe eines Baumes. Es handelte sich sicherlich um heruntergespülte Lager, die ihre Wasserversorgung durchaus noch vom Fuße des Baumes regeln. Dagegen konnte ich im Gebirge auf nackten Felsen der verschiedensten Gesteinsarten keine *P. crispa* entdecken; der Wassergehalt ist sicherlich zu gering. Schade (1922) fand in der Sächsischen Schweiz im Sandstein Werte bis zu 12% (Durchschnittswerte: 0,2—0,4%).

Nach meinen Beobachtungen kann also *P. crispa* nicht, wie es bei Puymaly der Fall ist, als typische „espèce terricole" bezeichnet werden. Sie ist durchaus baumvag; Ochsner rechnet die Alge sogar zu den fakultativen Epiphyten. Jedenfalls ist sie ein typischer „Krustenbildner" an den Bäumen.

Zum Schluß seien noch kurz auf Grund eigener Erhebungen die Baumarten nach ihrer Häufigkeit als Träger von *Prasiola crispa* angeführt. Es ergibt sich folgende Reihenfolge[1]):

> 1. *Ulmus campestris*, 2. *Robinia pseudacacia*, 3. *Populus nigra*, 4. *Pirus aucuparia*, 5. *Betula pubescens*, 6. *Alnus glutinosa*, 7. *Castanea*, 8. *Salix fragilis*, 9. *Tilia ulmifolia*, 10. *Quercus robur*, 11. *Pinus silvestris*.

Zusammenfassend können wir über das Substrat sagen, daß die Besiedlung mit *P. crispa* der sichtbare Ausdruck ihrer Wasserversorgung ist.

---

[1]) An dieser Aufzählung sehen wir eine Übereinstimmung mit der Benetzungsmöglichkeit (siehe S. 104—107).

Zusammenfassung der neugewonnenen Ergebnisse.

1. Die *Prasiolaceae* werden als selbständige Reihe unter dem Namen *Prasiolales* von den *Ulotrichales* abgetrennt (was schon früher geschah). Die Abtrennung wird kritisch durch genauere morphologische Merkmale begründet.

Die *Prasiolaceae* werden auf Grund eingehender morphologischer Untersuchungen und Kulturergebnisse weiter in die beiden Gattungen *Prasiola* und *Gayella* gegliedert. Die Gattung *Prasiola* wird nach der Entwicklungsgeschichte in zwei Sektionen: Sectio *Completae* und Sectio *Abbreviatae* unterteilt und auf 13 Arten reduziert. Es wird ein Bestimmungsschlüssel aufgestellt und eine lückenlose systematische Gliederung durchgeführt. Jede Art ist abgebildet. Die einzelnen Arten werden hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche verglichen und ihre geographische Verbreitung durch Arealkarten erläutert.

2. *Prasiola crispa*. Alle einzelnen Zellbestandteile werden genauer als bisher untersucht. Die Längsstrukturierung der Membran wird aufgeklärt. Der Chromatophor wird ausführlich in seiner Form und Beziehung zur Zelle beschrieben. Das Pyrenoid wird genauer gekennzeichnet. Der Zellkern wird eingehend nach Färbungsmethoden in seiner Lage festgelegt. Die Zellvakuolen werden genauer untersucht. Nur Stärke und Fett, nicht Glykogen und Volutin, können nachgewiesen werden.

3. Die Vermehrung und Entwicklung von *P. crispa* wird nach Standortsbeobachtungen und Reinkulturen eingehend beschrieben. Das Fadenstadium, das Bandstadium und das Flächenstadium werden als ontogenetisch zusammenhängend erkannt. Dadurch scheidet die Gattung *Schizogonium* aus. Schwärmerstadien und Geschlechtlichkeit fehlen nach allen bisherigen Untersuchungen.

4. Es werden die ersten ausführlichen Kulturmethoden beschrieben. Durch zahlreiche Kulturversuche werden die Ansprüche von P. *crispa* festgestellt. Die Alge ist ausgesprochen nitrophil. Sie wird im Wachstum durch Harnstoff, Nitrate und Phosphate gefördert. Dementsprechend liegt der pH-Bereich (Optimum) zwischen 7,2 und 8,5, Reaktion also deutlich alkalisch.

Die Einwirkung einiger Kationen (K, Na, Li, Ca, Sr, Ba, Mg, Al, Mn, Fe, Co, Pb, Ag, Cu, Hg) und Anionen (CN, Cr_2O_7 · J, Br, CO_3, $C_2H_3O_2$, NO_3, Cl, SO_4, H_2PO_4) auf die Wachstumsintensität wird studiert; auf Grund der Untersuchungsergebnisse wird eine Giftigkeitsreihe für *P. crispa* aufgestellt.

5. Durch zahlreiche Standortsuntersuchungen, erweitert durch Laboratoriumsversuche, wird der Einfluß klimatischer und edaphischer Faktoren auf das Wachstum von *P. crispa* ermittelt. Die Alge führt eine atmophytische Lebensweise und beschränkt sich auf die kalten und gemäßigten Zonen; sie fehlt in den Tropen und Subtropen (abgesehen vom Gebirge) nach allen bisherigen Untersuchungen. *P. crispa* ist nicht xerophytisch, sondern neigt zur Hygrophilie. Sie kommt im Wasser nicht vor, höchstens in der Spritzzone. In der Kultur kann sie auch untergetaucht leben, sofern ihrem starken Sauerstoffbedürfnis genügt wird. Sie flieht Kalk und saure Moore und ist vorwiegend rindenbewohnend (am Fuße der Bäume); bisweilen lebt sie auch in Mauerfugen. Eine gewisse Koprophilie ist nicht ausgeschlossen, außerdem scheint sie in hohem Maße anthropophil zu sein. Sie gedeiht am besten im diffusen Licht.

Im Verlaufe meiner Arbeit habe ich mich der freundlichen Unterstützung der Herren Prof. Dr. R. Kolkwitz, Prof. Dr. L. Diels, Dr. H. Beger, Dr. H. Bethge, Dr. R. Kolbe, Doz. Dr. O. C. Schmidt und Dr. E. Tiegs zu erfreuen gehabt, denen ich auch hier herzlich danke.

Wichtigste Literatur.

Ambard, L., et Schmid, F., Du rôle biologique des sels de Calcium. (C. R. Soc. Biol. 98 [1928], 1220.)
Borge, O., Algologiska Notiser, 3 und 4. (Botaniska Notiser [1897].)
— Süßwasseralgen vom Franz-Josephs-Land. (Öfvers. Kongl. Vet. Acad. Forhandl. 7 [1899], 751—766.)
— Süßwasseralgen aus Südpatagonien. (Bih. Kongl. Sv. Vet. Ac. Handl. Afh. 3, No. 10 [1901], 27, 1—40.)
— Beiträge zur Algenflora von Schweden. (Ark. f. Botanik 6, No. 1 [1906], 1—88.)
— Die Süßwasserflora Spitzbergens. (Vidensk. Selksk. Math. nat. Kl. No. 11 [1911], 1—39.)
— Beiträge zur Algenflora von Schweden III. (Ark. f. Bot. 18, No. 10 [1923], 1—34.)
— Beiträge zur Algenflora von Schweden IV. (Ark. f. Bot. 23, No. 2 [1930], 1—64.)
Børgesen, F., The marine algae of the Shetlands. (Journ. of Bot. 41 [1903], 300—306.)
— The algal-vegetation of the Faeröes coast. (Bot. of Faeröes 3 [1905].)
— Freshwater algae from the Danmark-Expedition to the NE-Greenland. (Medd. om Grønland 43, No. 3 [1910], 71—90.)
— Marine algae. (Dansk Bot. Ark. 4, No. 7 [1924], 14—17.)
Borodin, J., Über Chlorophyllkristalle. (Bot. Zeitung 40 [1882], 608.)
Borzi, I., Studi algogici II. (Palermo 1895.)
Boye-Petersen, J. B., Studier over dansk aerophile alger. (Acad. Roy. Sc. et lettr. de Danmark. 12 [1915].)
— The aerial algae of Iceland. (In: Rosenvinge and Warming, The botany of Iceland 2 [1928], 327—447.)

Brand, F., Berichtigungen bezüglich der Algengruppen Stichococcus Näg. und Hormidium Kütz. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 31 [1913], 64—72.)
— Über die Beziehung der Algengattung Schizogonium Kütz. zu Prasiola Ag. (Hedwigia 54 [1914], 295.)
— und Stockmayer, S., Analyse der aerophilen Grünalgenanflüge, insbesondere der proto-pleurococcoiden Formen. (Arch. f. Protistenkunde 52 [1925].)
Carlson, G. W., Süßwasseralgen aus der Antarktis, Südgeorgien und den Falklandsinseln. (Wissenschaftl. Ergeb. der Schwed. Südpolarexped. 1901 bis 1903, Bd. 4 [1913], 194.)
Carter, N., Freshwater algae of the West Falklands. (Kew Bull. [1924].)
Cedergren, G., Bidrag till kännedomen om sötvattens algerna. 1. Algenfloran vid Upsala. (Ark. f. Bot. 13, No. 4 [1913], 1—44.)
— Algernas utbredningsgrupper. (Svensk Bot. Tidsskr. 22 [1928].)
Cedercreutz, C., Süßwasseralgen aus Petsamo. (Mem. Soc. pro Fauna et Flora Fennica 5 [1929], 140—158.)
Chodat, R., Etude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. (Mém. Jubilé Univ. Genève [1909].)
— Monographies d'algues en culture pure. (Mat. pour la flore crypt. Suisse IV, 2 [Berne 1913].)
Cienkowski, L., Sur la morphologie des Ulothrichées. (Bull. Acad. Sc. St. Petersbourg, Bot. 21 [1876], 529—557.)
Collins, F. S., The Ulvaceae of North-America. (Rhodora 5 [1903], 1—31.)
— The green algae of North-America. (Tufts Coll. Studies 2—4 [1909—1917].)
Dalla Torre, K., und Sarntheim, L., Die Algen von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein 2 [Innsbruck 1901].
De Toni, G. B., Über einige Algen aus Feuerland und Patagonien. (Hedwigia 28 [1889], 24—26.)
Dorst, Fr., Beiträge zur Ökologie der protococcoiden Algen. (Ber. Oberhess. Ges Natur- u. Heilkunde Gießen 14 [1931], 105—135.)
Ekman, F., Bidrag till kännedomen om Scandinaviens Hafsalger. (Akad. Afhandl. Stockholm [1857].)
Engler, A., und Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen, 2. Aufl., 3. Chlorophyceae [1927].
Falger, F., Die erste Besiedlung der Gesteine. (Mikrokosmos 16 [1922/23], 13—17, 45—49, 81—84.)
Freund, H., Die Abhängigkeit der Zelldimensionen von Außenbedingungen. (Ber. Deutsche Bot. Ges. 41 [1923], 245.)
Fritsch, F., Freshwater algae, 2. ed. [Cambridge 1927].
— The terrestrial algae. (Journ. of Ecol. 10 [1922], 220.)
Funk, G., Kryptogamen und Kryptogamenvegetationen von Gießen und Umgebung. I. Teil: Algen. (Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde Gießen 9 [1923], 45—80.)
Gams, H., Aus der Lebensgeschichte der Flechten. III. Flechtengesellschaften. (Mikrokosmos 17 [1923/24], 10.)
Gain, L., Note sur la flore algologique d'eau douce de l'Antarctide Sud-Américain. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 17 [1911], 371—376.)

Gain, L., La flore algologique des régions antarctiques et subantarctiques. (Ibidem 17, 479—482; 2. exped. antarctique francaise [1908/09], Doc. Sc. nat. 98 [Paris 1912].)

Gardner, N. L., New Chlorophyceae from California. (Univ. Calif. Publ. Botany 3 [1909], 371—375.)

— New pacific coast marine algae. (Ibidem 6 [1912—1918], 377—416, 429—459, 465—486.)

Gay, F., Über den Polymorphismus der Algen. (Bot. Centralbl. 24 [1885].)

— Sur les Ulothrix aériens. (Bull. Soc. Bot. France 35 [1888], 65—75.)

Gepp, A., Marine algae. (In: British Antarctic [Terra nova] Exped. 1910, Nat. Hist. Rep. Bot. 2 [1917], 17—22.)

— Marine algae. (Journ. Linn. Soc. Bot. 46 [1923], 45—46.)

Gistl, R., Zur Kenntnis der Erdalgen. (Arch. f. Mikrobiologie 3 [1932].)

Greville, R., Scottish cryptogamic flora [Edinburgh 1829].

Hamel, G., Chlorophycées des côtes francaises. (Rev. algol. 5 [1931].)

Hansgirg, A., Über den Polymorphismus der Algen. (Bot. Centralbl. 22 [1885].)

— Prodromus der Algenflora von Böhmen. I, II [Prag 1886—1892].

— Über die aerophytischen Arten der Gattungen Hormidium Kütz., Schizogonium Kütz. und Hormiscia (Fr.) Aresch. (Flora 71 [1888], 259—266.)

— Schlußwort zu meiner Arbeit: Über den Polymorphismus der Algen. (Engl. Bot. Jahrb. 32, Beibl. 72 [1903], 1—3.)

Hariot, M., Algues (In: Mission scientifique du Cap Horn. 1882/83, 5 [Paris 1889], 1—109.)

— Champignons. (Ibidem.)

— Algues (In: Exped. antarctique francaise 1903—1905, Doc. Sc. Nat. [1908]).

— Complétement à la flore algologique de la Terre de Feu. (La Nuova Notarisia 7 [1911], 1427—1435.)

Harvey, W., and Hooker, J., Algae antarcticae. (Hookers London Journ. Bot. 4 [1845], 249—276, 293—298.)

Heering, W., Ulotrichales in: Pascher, Süßwasserflora von Deutschland 6 [Jena 1914].

Ishikawa, M., On the Phylogeny of Rhodophyceae. (Bot. Magaz. Tokyo 38 [1924], 159.)

Hicks, J. B., On the diamorphosis of Lyngbya, Schizogonium and Prasiola and their connection with the Palmellaceae. (Quart. Journ. of Microscop. Sc. [London 1861], 157.)

Hooker, W. J., British flora, I, II [London 1833].

Hylmö, D. S., Studien über die marinen Grünalgen der Gegend von Malmö. (Ark. f. Botanik 14, No. 15 [1916], 1—57.)

— Zur Kenntnis der subantarktischen und antarktischen Meeresalgen. III. Chlorophyceen. (Wissenschaftl. Ergebn. Schwed. Südpolarexped. 1901—1903, 4 [1919].)

Imhäuser, J., Entwicklungsgeschichte und Formkreis von Prasiola. (Flora 72 [1889], 237—290.)

Jessen, K. Fr., Prasiolae generis algarum monographia. (Diss. Kiliae 1848.)

Jónsson, H., Marine Algae of Iceland. III. Chlorophyceae. (Bot. Tidsskr. 25 [1903].)

Kaho, H., Zur Kenntnis der Neutralsalze auf das Pflanzenplasma. (Biochem. Zeitschr. 120 [1921], 125.)

— Ein Beitrag zur Giftwirkung der Schwermetalle auf das Pflanzenplasma. (Ibidem 122 [1921], 39.)

— Ein Beitrag zur Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen der Erdalkalien auf das Pflanzenplasma. (Ibidem 167 [1926], 25.)

Kirchner, O., Die Algen Schlesiens. (In: Cohn, Cryptogamenflora von Schlesien 2.)

— Beiträge zur Algenflora von Württemberg. (Jahresber. Ver. vaterl. Naturkunde Württemberg 36 [1880], 155—203.)

— Nachträge zur Flora von Württemberg. (Ibidem 44 [1888].)

Kjellman, F., The algae of the arctic Sea. (Kgl. Svenska Vet. Acad. Handl. 20, No. 5 [1883], 285.)

— Über die Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerrak. (Bihang till Svenska Vetensk-Acad. Handl. 5, No. 6 [1878].)

Klebs, G., Kritische Bemerkungen zu der Abhandlung von Hansgirg: „Über den Polymorphismus der Algen." (Biol. Zentralbl. 5 [1885].)

Kolthoff, F., Die kolorimetrische und potentiometrische pH-Bestimmung. (Berlin 1932.)

Kufferath, H., La culture des algues. (Rev. algol. 4 [1929] und Separat [Paris 1930].)

Kylin, H., Svenska västkustens algregioner. (Svensk Bot. Tidsskr. 12 [1918].)

Lagerheim, G., Über die Fortpflanzung von Prasiola (Ag.) Menegh. (Ber. Deutsche Bot. Ges. 10 [1892], 366—374, Taf. 20, Fig. 1—23.)

— Bidrag till Sveriges Algflora. (Ofvers. af Vet. Akad. Förh. Stockholm 40 [1883], 174.)

Lagerstedt, N., Om algslägtet Prasiola. (Upsala 1869.)

Lakowitz, R., Die Algenflora der Danziger Bucht. (Danzig 1907.)

— Die Algenflora der gesamten Ostsee. (Danzig 1929.)

Larsen, E., The freshwater algae of East Greenland. (Medd. om Grønland 30 [1904], 77—100.)

— Ferskvandsalger fra Vest-Grönland. (Ibidem 33 [1907].)

Meyen, J. F., Über die Priestley'sche grüne Materie, wie über die Metamorphose des Protococcus viridis in Priestleya botryoides und in Ulva terrestris. (Linnaea 2 [1827], 388.)

Miranda, F., Additiones y Correciones a la Lista de Algas Marinas de Gijón. (Bol. Soc. Espan. Hist. Nat. 32 [1932], 435—438.)

Ochsner, F., Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. (Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. 63 [1928], 1—108.)

Printz, H., Beiträge zur Kenntnis der Chlorophyceen und ihrer Verbreitung in Norwegen. (Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter [1915], No. 2, 1—67.)

Puymaly, A., Recherches sur les algues vertes aériennes. (Thèse Fac. Sc. Paris 1924.)

— Sur le vacoume des algues vertes adaptées à la vie aérienne. (C. R. Ac. Sc. Paris 178 [1924], 958—960.)

Reed, M., Two new ascomycetous fungi parasitic on marine algae. (Univ. Calif. Publ. Botany 1 [1902], 141.)

Reinbold, K. F., Die Chlorophyceen der Kieler Föhrde. (Schriften Naturw. Verein Schleswig-Holstein 8 [1889], 109.)

— Die Meeresalgen. (In: Wiss. Ergebn. Deutsche Südpolarexped. 1901—1903, 8 [1908], 177—202.)

Reinsch, P. F., Über den genetischen Zusammenhang von Hormidium, Schizogonium und Prasiola. (Bot. Zeitung 48 [1867], 377.)

— Die Algenflora des mittleren Teiles von Franken. (Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg 3 [1867].)

— Die Süßwasser- und Meeresalgenflora in Südgeorgien. (Die internationale Polarforschung, Deutsche Exped., 2 [1890], 329—365.)

Rosenvinge, Kolderup L., Grönlands Havalger. (Medd. om Grønland 3 [1893], 761—981.)

— Les algues marines du Groenland. (Ann. sc. nat., bot. 7, sér. 19 [1894], 53—164.)

— Deuxième mémoire sur les algues marines du Groenland. (Medd. om Grønland 20 [1898].)

Sernander, R., Studier öfver lafvarnes biologi. I. Nitrophila lafver. (Svensk Botan. Tidsskr. 6 [1912], 3.)

Setchell, W. A., Algae novae et minus cognitae I. (Univ. Calif. Publ. Botany 4 [1912], 229—268.)

— and Gardner, N. L., Algae of Northwestern America. (Ibidem 1 [1903], 165—418.)

— — The marine algae of the Pacific Coast of North-America. (Ibidem 8 [1920], 139—347.)

— — Phycological Contributions I. (Ibidem 7 [1920], 279—324.)

— — New marine algae from the Golf of California. (Proc. Calif. Acad. Sc. IV, Ser. 14 [1924], 695—949.)

Setchell, W., and Parks, H. E. Tahitian algae. (Univ. Calif. Publ. Botany 12 [1926], 143—240.)

Sinova, E. S., Algae maris japonensis. Chlorophyceae. (Bull. Pacific Ocean Scient. Fishery Res. Station, 2, Teil 2 [1928], 31.)

— Algen von Kamtschatka. (Inst. Hydrolog. Explorations des Mers. d'U.R.S.S. 17 [1933].)

Sjöstedt, G., Om Prasiola cornucopiae Ag. och Prasiola stipitata v. Suhr. (Botan. Notiser [1922].)

Skottsberg, C., Zur Kenntnis der subarktischen Meeresalgen. (Wissensch. Ergebn. Schwed. Südpolarexpedition 1901—1903, 4 [1907].)

— Die Vegetationsverhältnisse des Graham-Landes. (Ibidem 4 [1919].)

Skuja, H., Vorarbeiten zu einer Algenflora von Lettland 4. (Acta Horti Bot. Univ. Latviensis 3 [1928].)

— Süßwasseralgen von den westestnischen Inseln Saarmaa und Hiiumaa. (Ibidem 4 [1929], 1—76.)

Smith, G. M., The freshwater algae of United States of America. (New York and London 1933.)

Ström, K. Münster. Alga-Flora of the Sarek Mountains. (Naturw. Untersuchungen des Sarekgebietes in Schwedisch-Lappland 3, Botanik, Nr. 5 [1923].)

Ström, K. Münster. Studies in the ecology and geographic distribution of the freshwater algae and plancton. (Rev. algol. 1 [1924], 127—155.)

— pH-values in Norwegian Mountains. (Nyt Mag. f. Naturvidenskab. 62 [1925].)

— Norwegian mountain algae. (Skrifter. Norske Vidensk. Akad. Oslo, 1. Math.-Naturw. Kl., 6 [1926].)

Süßenguth, K., Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Südbayerns. (Kryptogamische Forschungen 1 [1920], 362—367.)

Svedelius, N., Algen aus den Ländern der Magellansstraße und Westpatagonien. I. Chlorophyceae. (Schwed. Exped. n. d. Magellansländern 1895 bis 1897, 3 [1905], 283—316.)

— An Evalution of the structural evidences for genetic relationships in plants: Algae. (Proc. Intern. Congr. Plant. Sc. 1 [1929], 457—471.)

Schmid, G., Zur Ökologie der Luftalgen. (Ber. Deutsche Bot. Ges. 45 [1927], 518.)

Schmidle, W., Beiträge zur alpinen Algenflora. (Österr. Bot. Zeitschr. 45 [1895].)

— Beiträge zur Algenflora des Schwarzwaldes und des Oberrheines. (Hedwigia 36 [1897], 1—25.)

Schröder, B., Die Algenflora der Hochgebirgsregion des Riesengebirges. (Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur 73 [1895].)

Taylor, W. R., Alpine algal flora of the mountains of British Columbia. (Ecology 9 [1928], 343—348.)

Teodoresco, E. C., Matériaux pour la flore algologique de la Roumanie. (Ann. Soc. Nat. Paris 9, sér. 5 [1908], 1—152.)

Topali, C., Recherches de physiologie sur les Algues. (Bull. Soc. Bot. Genève 15 [1923], 58.)

Traill, G. W., The marine Algae of the Orkney-Islands. (Transact. Bot. Soc. Edinburgh 18 [1890], 302—342.)

Unger, F., Die Lebensgeschichte der Ulva terrestris Kütz. Algologische Beobachtungen. (Verhandl. Leop.-Carol. Akad. Naturf. 8, Abt. II [1833], 523.)

Vallentin, E. F., Freshwater algae of the West Falklands. (Kew Bull. [1924], 283—287.)

West, G. S., The algal flora of Cambridgeshire. (Journ. of Bot. 37 [1899].)

West, W., A contribution to the freshwater algae of West-Irland. (Journ. Linn. Soc. Bot. 29 [1892], 103—216.)

— and West, G. S., Freshwater algae. (Brit. Antarctic Exped. 1907—1909; Reports on the Scient. Investigations 1 [London 1910].)

Wildeman, E., Note sur deux espèces terrestres du genre Ulothrix. (Bull. Soc. R. Bot. Belgique 25 [1886], 7—17.)

— Notes sur les genres Prasiola Light. et Schizogonium Kütz. (Bull. Soc. Belg. Microsc. 16 [1890].)

Wille, N., Chlorophyceae. (In: Engler, A., und Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien III, 1 [1890].)

— Mitteilungen über einige von C. E. Borchgrevink auf dem antarktischen Festlande gesammelte Pflanzen. III. Antarktische Algen. (Nyt Magaz. f. Naturvidenskab. 40 [1902], 209—221.)

— Algologische Untersuchungen an der Biologischen Station Drontheim. (Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter, Math.-Nat. Kl. [1906], No. 3.)

Wille, N., Algologische Notizen. XXII—XXIV. (Nyt Magaz. f. Naturvidenskab. 51 [1913].)
— Süßwasseralgen von der deutschen Südpolarexpedition auf dem Schiff Gauß. I, II. (Wiss. Ergebn. Deutsche Südpolarexped. 1901—1903, 8 [1924], 377-445.)
— Om Faerøernes Ferskvandsalger og om Ferskvandsalgernes Spredningsmaader. (Bot. Notiser [1897].)
— Studien über Chlorophyceen I—VII. (Kgl. Norske Vidensk. Skrifter, Math.-Nat. Kl. [1901], No. 6.)
— Karplanter og ferskvandsalger fra oerne Husøy, Ona og Roskolmen paa Nordmør. (Nyt Magaz. f. Naturvidenskab. 61 [1922].)
Wolle, F., Freshwater algae of the United States. I, II. (Betlehem 1887.)
Woronichin, N., Algen des Polar- und Nordurals. (1930.)
Yabe, Y., On the sexual reproduction of Prasiola japonica Yatabe. (Sc. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku, Bot. Inst. Sect. B, No. 3 [1932].)
Yatabe, R., A new Japanese Prasiola. (Bot. Mag. Tokyo 5 [1891], 107.)

C. Heinrich, Dresden-N.

Lebenslauf.

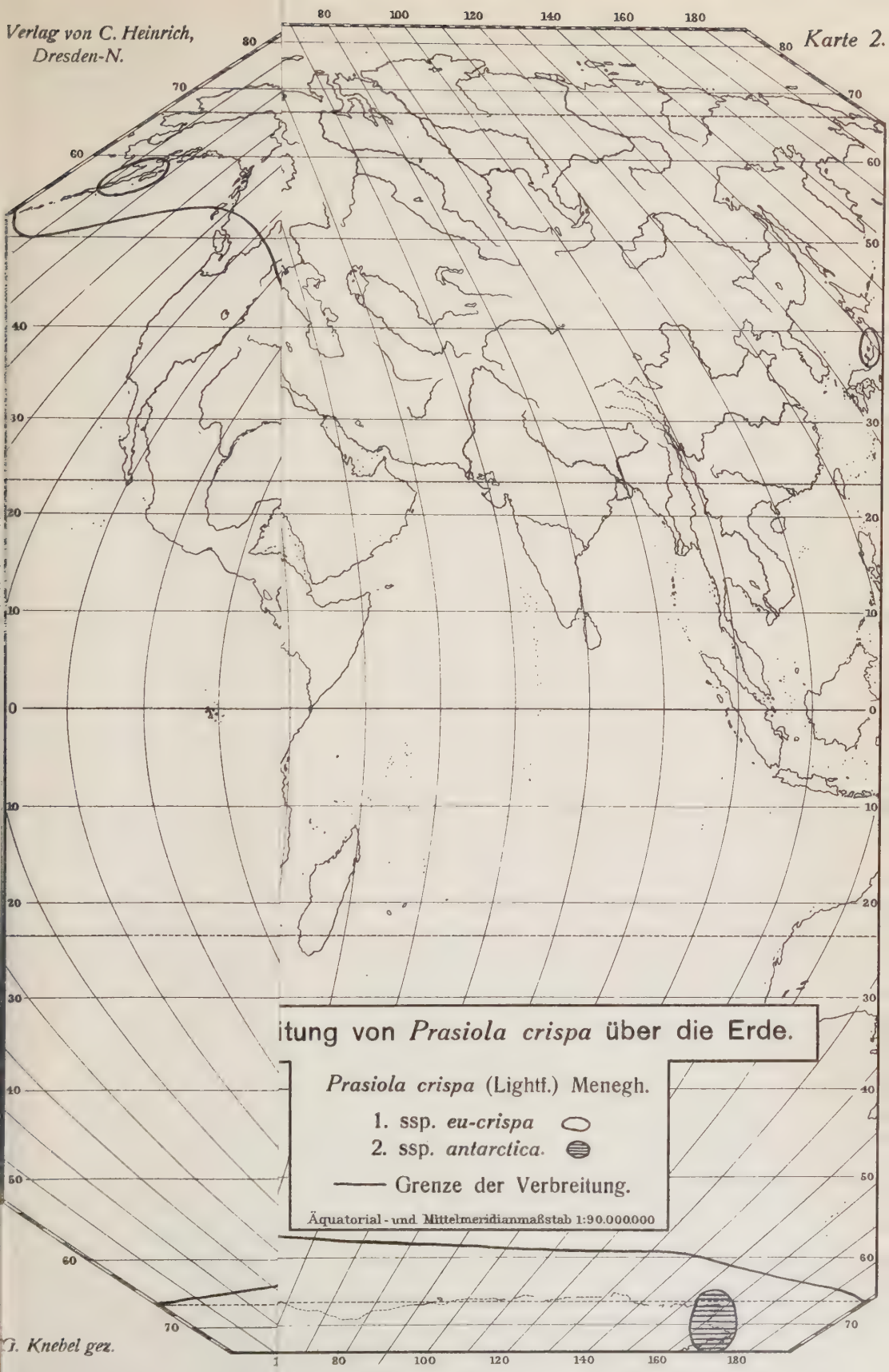
Am 23. Dezember 1908 wurde ich zu Niederschöneweide als Sohn des technischen Beamten Otto Knebel und seiner Ehefrau Franziska Knebel, geb. Friedel, geboren. Ich erhielt eine protestantische Erziehung und besuchte von Ostern 1915 an die hiesige Gemeindeschule, die ich dann Ostern 1918 mit dem Realgymnasium zu Oberschöneweide vertauschte. Ostern 1928 legte ich die Reifeprüfung ab und bezog die Universität Berlin, um Biologie (Geographie und Chemie) zu studieren. Meine Lehrer waren folgende Professoren, denen ich an dieser Stelle nochmals meinen besten Dank ausspreche: Baeumler, Baschin †, Baumgardt, Berend, Breysig, Czaja, Deegener, Dessoir, Diels, Gothan, Graebner †, Grotjahn †, M. Hartmann, N. Hartmann, Herter, Hesse, Hildebrandt, Johnsen †, Kiekebusch, Kniep †, Kohlschütter, Kolkwitz, Köhler, Krebs, Mannich, Markgraf, Onken, Paneth, Penk, Pompeckj †, Rieffert, Rott, Rühl, Schiff, Schlenk, F. J. Schmidt, Solger, Tiede, Traeger †, Traube, Troll, Warburg, Wehnelt, Weißenberg, Zimmer.

G. Knebel gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

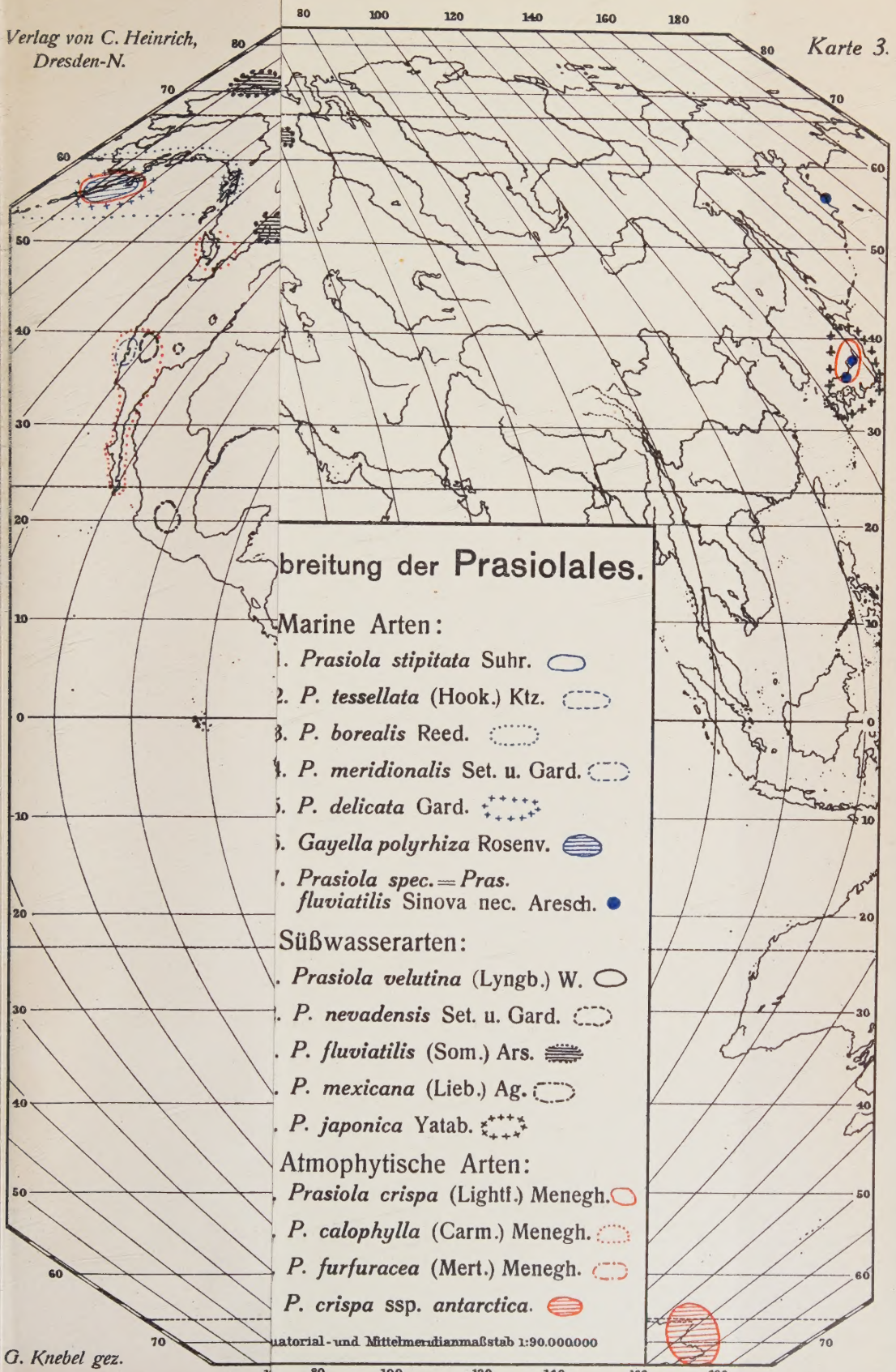
Karte 2.



G. Knebel gez.

Verlag von C. Heinrich,
Dresden-N.

Karte 3.



G. Knebel gez.